

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

DREISSIGSTER BAND.

MIT 10 TAFELN UND 144 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1902.

Inhalt des dreissigsten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 12. September 1902.

	Seite
Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von <i>Spinax niger</i> . Von Ernst Ruge. (Mit Taf. I u. 13 Fig. im Text.)	1
Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen der <i>Taenia semicircularis</i> . Von N. Loewenthal. (Mit Taf. II.)	28
Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. III. Die Leber der platyrrhinen Westaffen. Von Georg Ruge. (Mit 17 Fig. im Text.)	42
Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis. 2. Rabl's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage. Von Max Fürbringer	85
Zur Entwicklungsgeschichte der Kopffarterien bei den Mammalia. Von Julius Tandler. (Mit Taf. III—V u. 34 Fig. im Text.)	275
Über ein Hundeskelet mit sogenannten »Halsrippen« bei nur 26 Präsacl-wirbeln. Von Hermann Adolphi	374

Drittes Heft.

Ausgegeben am 7. Oktober 1902.

Rückbildung der Eifollikel bei Wirbelthieren. I. Fische. Von A. Bühler. (Mit Taf. VI u. VII u. 2 Fig. im Text.)	377
Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Von L. Tobler. (Mit 27 Fig. im Text.)	453
Beiträge zur Kenntnis der Dermatome der menschlichen Rumpfhaut. Von Otto Grosser und Alfred Fröhlich. (Mit 14 Fig. im Text.) . . .	508

Viertes Heft.

Ausgegeben am 21. Oktober 1902.

	Seite
Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten von Albert Fleischmann	539
I. Die Eidechsen und Schlangen. Von Paul Unterhössel. (Mit Taf. VIII u. 4 Fig. im Text.)	541
II. Die Schildkröten und Krokodile. Von Karl Hellmuth. (Mit 25 Fig. im Text.)	582
III. Die Vögel. Von Carl Pomayer. (Mit Taf. IX u. 8 Fig. im Text.)	614
IV. Die Säugethiere. V. Die Stilistik des Urodäum und Phallus bei den Amnioten. Von Albert Fleischmann. (Mit Taf. X.)	653

Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von *Spinax niger*.

Von

Ernst Ruge,

cand. med., in Würzburg.

Mit Tafel I und 13 Figuren im Text.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Würzburg.)

Einleitung.

Eine noch immer im Vordergrund des Interesses stehende, weil ihrer Lösung nur sehr langsam entgegengehende Frage, ist die »Extremitätenfrage«, d. h. die Frage nach der Herkunft der paarigen Extremitäten der Wirbelthiere.

GEGENBAUR nimmt bekanntlich an, dass der Schultergürtel aus einem die Funktion wechselnden Kiemenbogen hervorgegangen, und dass das Skelet der Flosse und des sekundär aus dieser hervorgegangenen Cheiropterygiums ursprünglich einem von der Konvexität dieses Bogens ausgesprossenen Knorpelstrahl entspräche. Dieser soll dann, wie GEGENBAUR gegenüber einer anderen früheren Ansicht jetzt (1898, pag. 462) für das Wahrscheinlichste hält, mit der den Kiemenbogenderivaten eigenen Formänderungsfähigkeit nach beiden Seiten hin, sowohl medial als lateral, Radien ausgesandt haben, durch deren Konkrescenz und numerische und formale Labilität die vielen Formen des Ichthyopterygiums und Cheiropterygiums entstanden seien. Der hypothetischen fiedrigen Urform des Flossenskeletes gab GEGENBAUR den Namen Archipterygium und nennt danach seine Theorie die Archipterygiumtheorie. Sie wurde nach ihrer Begründung aufs heftigste angegriffen und hat besonders

in den Autoren THACHER, MIVART, HASWELL, BALFOUR, DOHRN, WIEDERSHEIM, RABL, MOLLIER u. A. energischen Widerstand gefunden. Doch besitzt sie nicht weniger überzeugte Anhänger, von denen neuerdings besonders HAECKEL, FÜRBRINGER, SEMON, BRAUS, GR. KERR¹ u. A. für sie eingetreten sind. Auch diese Autoren haben, wie GEGENBAUR, ihre Untersuchungen zum großen Theil auf vergleichend-anatomischem Gebiete angestellt. BRAUS hat sich jedoch auch eingehender mit der Ontogenie der Haie befasst, und SEMON und KERR haben die Entwicklungsgeschichte der Dipnoer eingehend studirt.

Die gegentheilige Ansicht wurde von BALFOUR (1881), DOHRN, RABL (1892), MOLLIER (1893), WIEDERSHEIM (1892) und den Nachuntersuchern zum allergrößten Theile aus entwicklungsgeschichtlichen Daten eruiert, wenn man von den vergleichend-anatomischen, hierher gehörigen Arbeiten THACHER's (1878), MIVART's (1879) und HASWELL (1883) absieht. Die Lateralfaltentheorie, welche von diesen Autoren vertheidigt wird, ist in ihrer strikten Form derjenigen von GEGENBAUR unvereinbar entgegengesetzt und lautet in kurzen Worten bekanntlich folgendermaßen: In einer Hautfalte der Körperseite entstehende, von einander zunächst isolirte, gleichwerthige Knorpelstäbe verschmelzen sekundär mit ihren medialen Enden zu einem langgestreckten basalen Stabe, BALFOUR's Basipterygium, das somit mit den Radien zunächst rechenförmige Gestalt hat. Das vordere Ende dieses Gebildes (THACHER; nach MOLLIER die ganze mediale Kante, welche dann erst sekundär schmaler werden soll) wächst in die Körperwand hinein und in dieser ventral- und dorsalwärts zu dem Gliedmaßenbogen — Coracoid- bzw. Scapularfortsatz — aus, während das Flossenskelet als uniseriales Archipterygium sich zu den fertigen Extremitäten weiter differenzirt. Das biserialle Archipterygium ist ein späteres Produkt, welches sekundär aus dem uniserialen entstanden sein soll.

Der Hauptunterschied dieser beiden Theorien liegt für das Skelet darin, dass die Seitenfaltentheorie eine Entwicklung von außen nach innen — Radien, Basipterygium, Schultergürtel —, die Archipterygiumtheorie eine solche von innen nach außen — Schultergürtel, Archipterygiumstamm, biserialer Radienbesatz — annimmt. Ontogenetisch müsste man also, falls die Ontogenese die Phylogenie unverändert

¹ KERR leitet allerdings das Skelet von äußeren, nicht inneren Kiemenbögen ab.

wiederholt, nach ersterer im frühesten Stadium der Extremitätenanlage die ersten Spuren von Skeletknorpel im Flossenmesenchym, und zwar als eine Reihe von einander gesonderter, paralleler, gleichwerthiger Radien vorfinden; nach der Archipterygiumtheorie jedoch müsste die erste Andeutung von Skelet in der Körperwand zu finden sein, und zwar, ähnlich wie bei den Kiemenbogen, an einem Punkte der seitlichen Konvexität, von dem dann ventral, dorsal und (in diesem Falle¹ auch) axial Aussprossungen stattfinden, die dem ventralen und dorsalen Schultergürteltheil und dem Archipterygium äquivalent wären. Außerdem dürfte man auch in der Ontogenese derjenigen Haifische, die einen rein uniserialen Flossentypus aufweisen, eine Andeutung einer Biserialität erwarten.

Wie schon oben gesagt, ist die Mehrzahl der entwicklungsge-
schichtlich zu Werke gehenden Untersucher geneigt, ihre Ergebnisse im Sinne der Seitenfaltentheorie zu deuten. Aber eine völlige Übereinstimmung der embryologischen Befunde mit dem, was man nach der Lateralfaltentheorie erwarten sollte, ist nicht vorhanden. Es erschien desshalb eine genaue Nachprüfung der Skeletentstehung bei Selachiern aussichtsvoll, welche die Reihenfolge und die genauere Art der Anlage aller Bestandtheile des Gliedmaßenskeletes feststellen sollte. Denn möglicher Weise ließen sich Thatsachen und neue Gesichtspunkte gewinnen und dadurch diejenigen Befunde aufklären, welche in dem bisher festgestellten Gang der Ontogenese des Skeletes von den Forderungen der Lateralfaltenhypothese abweichen, und welche von deren Anhängern als sekundäre Abweichungen der Stammesgeschichte (Cäno-genese) gedeutet werden.

Schon BRAUS verwendete bei der Bearbeitung einer entwicklungs-
geschichtlichen Frage, welche der uns hier interessirenden ähnlich ist, eine primitive Squalidenart, eine Species der Gruppe der Spinaciden, *Spinax niger* Bonaparte. Dieser kleine Hai zeigt bezüglich der »Einrichtung des Skeletes (Visceralbögen, Schädel) und des Nervensystems (z. B. spino-occipitale Nerven)« recht einfache Befunde; während frühere Untersuchungen über die Entwicklung der Selachierflossen fast ausschließlich an Embryonen höherer Haie (Scylliiden, Carchariiden, Torpediniden) angestellt worden sind. Da es natürlich auch für meine Aufgabe von Wichtigkeit war, eine im ganzen Entwick-

¹ Bei den Kiemenbogen legen sich die Radien nach den Autoren getrennt von den Bogen an.

lungsgänge möglichst wenig vom Grundschema abweichende Selachierart zu untersuchen, so begrüßte ich mit Freude die Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. Dr. BRAUS, der mir seine Schnittserien von *Spinax*-Embryonen zur Durchmusterung lieh und mir außerdem eine große Anzahl der seltenen kleinen und mittleren Embryonen dieses Haies zur Verfügung stellte. Es ist mir eine angenehme und ehrenvolle Pflicht, hierfür auch an dieser Stätte Herrn Prof. BRAUS meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, in gleicher Weise aber auch für die Bereitwilligkeit, mit der er mir seinen Rath zu Theil werden ließ. Außerdem bin ich Sr. Exc. Herrn Geheimrath Prof. v. KÖLLIKER für die Erlaubnis, seine ausgedehnte Bücherei zu benutzen und die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Laboratorium während des Sommers 1900 und Winters 1900—1901, zu Dank verpflichtet.

Von den paarigen Extremitäten des *Spinax niger* Bonap. habe ich ausschließlich das vordere Paar untersucht, da es, wie überhaupt bei Haien, in Manchem das primitivere zu sein scheint. Die nöthige Zeit, meine Untersuchungen auch auf die Beckenflosse auszudehnen, stand mir außerdem nicht zur Verfügung.

Material und Untersuchungsmethoden.

Genauere Daten über die Species *Spinax niger* Bonap. findet man bei BRAUS (Morph. Jahrbuch. Bd. XXVII, 3. Heft pag. 420 ff.) zusammengestellt. Er begründet dort die auch von mir geübte Längenangabe mittelgroßer und großer *Spinax*-Embryonen in Millimetern, während bei jungen Embryonen die allgemein übliche Angabe nach der Zahl der Urwirbel gehandhabt wird. Wenn auch die wichtigsten Veränderungen und Entwicklungsvorgänge bei meinem Thema auf eine ganz kurze Epoche, während welcher die Embryonen an Länge nur wenige Millimeter zunehmen, zusammengedrängt sind, sind doch auch andererseits gerade bei so jungen Thieren die individuellen Variationen minimale, und die Alterspriorität ist bei ungefähr gleicher Länge der Embryonen leicht an gewissen durch die Erfahrung gegebenen Merkmalen festzustellen. Solche sind die Zahl, Breite, Länge der Radien und der Verknorpelungszustand der Flossenskeletelemente. Fertige Schnittserien, die, nach Urwirbeln signirt, mir zur Durchsicht überlassen wurden, führe ich nach dieser Bezeichnung an.

Ich untersuchte im Ganzen 30 verschiedene Stadien von Brustflossen meines Untersuchungsthieres; davon gehörten zwei einem

45 cm langen (also sehr großen) ausgewachsenen Exemplar an, die anderen stammten von Embryonalformen unter 100 mm Länge. Die jüngsten von mir untersuchten *Spinax*-flossen betrafen Individuen von 33, 44, 55, 68 etc. Urwirbeln. Die Thiere waren meist in ZENKERscher Flüssigkeit, doch auch zum Theil in Sublimatessigsäure fixirt. Ich verwandte zum größten Theile eine Karmindurchfärbung, der ich dann später eine ganz leichte Hämatoxylin schnittfärbung hinzufügte, eine Methode, die bekanntlich sehr distinkte Bilder giebt. Ferner benutzte ich eine Karmin-Bleu de Lyon-Tinktion nach G. RUGE. Zu speciellen, unten näher erörterten Zwecken färbte ich mit dem 1898 von WEIGERT angegebenen Kresofuchsin (Elastinfärbung).

Die Textfiguren wurden angefertigt mit dem ABBE'schen Zeichenapparat nach Schnittserien, deren Schnittebene ziemlich genau die Ebene des Flossenskeletes traf, so dass Verzerrungen des wirklichen Bildes durch die Rekonstruktion möglichst vermieden wurden. Alle von mir gefertigten Serien wurden mit Rekonstruktionsmarken nach BORN-PETER geschnitten und nach ihnen das Skelet durch graphische Isolirung nach KASTSCHENKO gezeichnet.

Entwicklung des Skeletes der vorderen Extremität von *Spinax niger*.

a. Schultergürtelanlage.

Erst nachdem sich die Extremitätenleiste durch Meso- und Ektodermwucherungen gebildet hat, und nachdem die Anlagen der Flossendomuskulatur in Form der primären Muskelknospen in dieselbe eingetreten und in die sekundären Knospen zerfallen sind, bemerkt man bei *Spinax* wie bei anderen Hai-Embryonen in der das Herz und den Vorderdarm des Embryo umschließenden Körperwand die ersten, die Bildung des Extremitätenskeletes betreffenden Vorgänge im Mesenchym der Leiste. Dieses verdichtet sich nämlich etwas unterhalb und vor der Insertionsstelle des Flossenlappens, welcher inzwischen aus der ursprünglichen Leiste entstanden ist, zu kompakteren Zellmassen, die ringförmig um die Leibeshöhle herumwachsen. Dieselben dehnen sich in einer von der Senkrechten zur Körperlängsachse, unten nach vorn, oben nach hinten etwas abweichenden Ebene aus; ob »vermöge einer Differenzirung der Mesoblastzellen in situ«, wie BALFOUR (VETTER, pag. 536) meint, oder durch eifriges mitotisches Propagiren der Blastemverdichtungsråder, lasse ich dahingestellt. Wir haben es mit der histologisch vorläufig noch fast indifferenten ersten Anlage des Schultergürtels zu thun. Die Kontouren

des Gebildes sind sehr verwischt, seine Zellen rundlich und protoplasmaarm und liegen in seiner Mitte sehr dicht, nach den Grenzen zu spärlicher. Ein in seiner Konsolidirung und seinem Volum schon weiter fortgeschrittenes Stadium der Schultergürtelanlage habe ich in Fig. 1 auf Taf. I wiedergegeben. Die Zeichnung stellt einen durch die Brustgürtelgegend eines 23 mm langen *Spinax* gelegten Schnitt dar, auf welchem die Anlage des Gürtels in ihrer ganzen Ausdehnung, die sie in diesem Alter aufweist, getroffen ist. Wir sehen sie als eine schon weit ventralwärts herumgehende, dorsalwärts fast bis in die Höhe der Aorta angestiegene Blastemverdichtung, die in der Gegend ihrer weitest lateralen Konvexität einen ganz kurzen höckerartigen Vorsprung aufweist, der sich als der Beginn des von dort auswachsenden Skeletes der freien Flosse herausstellt. Bei DOHRN (Studien. VI. pag. 164) treffe ich eine andere Beschreibung der ersten Extremitätenskelet-Entwicklung: »Wenn die einzelnen Komponenten der Flossenmuskulatur alle an ihre definitiven Stellen gelangt sind, fängt der Verknorpelungsprocess des zwischen den einzelnen Muskelknospen in der Mitte befindlichen Mesodermgewebes an. Die ersten Spuren der Verknorpelung zeigen sich an der Basis der Flosse; aber gleich darauf rückt zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äußere Peripherie der Flosse vor. . . . Eine andere Knorpelentwicklung greift gleichzeitig am vordersten Rande der Flosse zwischen ihr und den Myotomen des Rumpfes Platz. Sie hat aber eine andere Entwicklung, denn sie umgreift, von der Mitte ausgehend, in rascher Entwicklung fast den ganzen Umfang des Körpers dorsalwärts wie ventralwärts. Es ist die Anlage des Schultergürtels.« Diese Darstellung ist nach meinen Befunden in so fern unrichtig, als nur von einem einzigen Ausgangspunkt der Skeletentwicklung, dem an zweiter Stelle von DOHRN genannten, demselben, welchen ich in der Gegend des Flossenvorderrandes sehe, die Rede sein kann. Jenen anderen primitiven Verknorpelungsherd an der »Basis« der Flosse habe ich in meinen Präparaten nirgendwo finden können, während doch in demselben Alter die Schultergürtelanlage schon eine recht beträchtliche Ausdehnung besaß. Zuerst legt sich der Schultergürtel an, erst später, wenn seine Entwicklung ventral und dorsal schon weit fortgeschritten ist, sehen wir — etwa in dem Alter des Individuums, dem meine Zeichnung entstammt — den Beginn einer Fortsetzung des Processes in das Flossenmesenchym hinein. Ich finde also für die Brustflosse von *Spinax* BALFOUR's Schilderung bestätigt, wenn dieser sagt (1881,

pag. 547): »Das Skelet beider Flossen besteht im frühesten Stadium aus einem an der Hinterseite des Brust- oder Beckengürtels hervorsprossenden Streifen«, worin, wie an anderen Stellen bei BALFOUR, zum Ausdruck kommt, dass die Anlage des Gürtels früher vorhanden ist als diejenige des Skeletes der freien Flosse. Eben so wenig wie DOHRN's Schilderung findet WIEDERSHEIM's Annahme bei meinem Objekt eine Bestätigung, der den Schultergürtel als einen Auswuchs des Flossenskeletes auffasst: »Von der freien Extremität (pag. 149) zieht sich jenes Blastem, der Epidermis dicht anliegend (Fig. 81 B), in die Körperwand hinein, und dies geschieht (lateralwärts von den Myomeren) in dorsaler Richtung rascher als in ventraler, da hier der abgehende Dottersack Anfangs ein Hindernis in den Weg legt.« Auch der hier ausgesprochenen und noch an verschiedenen anderen Stellen seines Werkes besonders hervorgehobenen Ansicht WIEDERSHEIM's, der dorsale Fortsatz des Schultergürtels entwickle sich früher als der ventrale, kann ich nicht beipflichten. Der Dottersack liegt viel zu weit nach hinten, als dass seine Anheftungsstelle der Entwicklung des ventralen Schultergürtelfortsatzes irgend welchen Widerstand entgegensetzen könnte. Meine Zeichnung zeigt deutlich, dass dieser an relativer Ausdehnung hinter dem dorsalen keineswegs zurückbleibt. Auch spricht die Thatsache, dass die völlige Vereinigung der ventralen beiderseitigen Bögen schon sehr bald (bei 25 mm Länge ca.) erfolgt, während der dorsale Spangenabschnitt erst relativ spät (bei etwa 30 mm) seine definitiven Größenverhältnisse erlangt, nicht für WIEDERSHEIM's Ansicht. Die Differenz zwischen diesem Resultate WIEDERSHEIM's und dem meinigen erklärt sich wohl daraus, dass WIEDERSHEIM's Resultate zum größten Theil an Rochen gewonnen worden sind, bei denen doch das allgemeine Wachsthumsbild des Schultergürtels unzweifelhaft nicht unerheblich durch den Umstand alterirt wird, dass gerade der dorsale, skapuläre Fortsatz durch die sekundäre Verwachsung mit dem Achsenskelet beträchtliche Abweichungen von dem Ursprünglichen aufweist. Übrigens kann auch MOLLIER, der *Torpedo ocellata*, *Pristiurus melanostomus* und *Mustelus vulgaris* untersuchte, »WIEDERSHEIM nicht beistimmen, wenn er den skapulären Fortsatz als den phylogenetisch älteren erklärt auf Grund seiner früheren ontogenetischen Existenz im Vergleich zur Pars coracoidea«. MOLLIER's »Befunde sprechen für die entgegengesetzte Ansicht, dass am Schultergürtel wie am Beckengürtel der ventrale Theil der sich zuerst anlegende und mithin wohl der phylogenetisch ältere ist«.

In der besprochenen Schrägschnittszeichnung tritt an die Schultergürtelanlage dort, wo der Flossenskelethöcker entspringt, ein Nerv heran, der sich an der proximalen Fläche des Schultergürtels theilt und durch die Anlage in zwei Portionen verläuft, von denen die eine dorsal-, die andere ventralwärts in das Flossenmesenchym sich wendet. Es ist das der Nervus collector, der mit einem dorsalen und ventralen Theil zu den Muskeln der Flosse verläuft. In dem Stadium von 23 mm Länge, dem meine Zeichnung entstammt, finden wir also im Schultergürtel zwei Kanäle, einen dorsalen und ventralen. Sie entstehen — ich schließe mich darin BALFOUR's (1881, pag. 536) Beschreibung an: »nicht etwa durch Resorption, sondern durch Nichtentwicklung des Knorpels an den Stellen, wo bereits Nerven und Gefäße vorhanden sind«, jedoch ist es richtiger, statt »Knorpel« »Vorknorpel« zu sagen.

Das Auftreten hyaliner, durch Hämatoxylin nachweisbarer Grundsubstanz im Schultergürtel, der, wie schon gesagt, bei 30 mm langen Embryonen etwa seine völlige, im Verhältnis zum Körper so ziemlich definitive Gestalt erlangt hat, beginnt etwas vor derjenigen des Skeletes der freien Flosse. Diese »Verknorpelung« tritt bei Embryonen von etwa 36 mm Länge ein und gelangt in einer relativ kurzen Zeit (bei Embryonen von etwa 40 mm Länge) zum Abschlusse. Freilich findet man, wie auch MOLLIER bemerkt, noch sehr lange, auch nach völliger Entfaltung bis weit in den ausgebildeten Zustand der Flosse hinein, an den dorsalen Spitzen und an der ventralen Zusammenflussstelle der beiden Spangen noch »histologisch niedrigeres Gewebe«, also Vorknorpel. Denselben Befund machte ich auch an den zuletzt ausgebildeten Abschnitten des Flossenskeletes, an den Radienspitzen.

b. Das Skelet der freien Flosse während des Vorknorpelstadiums.

Die Entwicklung des Skeletes der freien Flosse theile ich, wie diejenige des Schultergürtels, in zwei Stadien, deren Grenze um die Zeit des ersten Auftretens von hyaliner, durch Hämatoxylin nachweisbarer Grundsubstanz zwischen den Skeletzellen liegt.

Auf dem Brustschrägschnittsbild auf Taf. I Fig. 1 sehen wir, wie schon erwähnt, die Andeutung des Skeletes der freien Extremität in dem von dem Schultergürtel aus in das Flossenmesenchym hineinragenden Stummel, der, ganz wie der Schultergürtel, aus Vorknorpel

besteht. Seine Grenzen sind nicht sehr scharf, doch lässt sich immerhin feststellen, dass er auch in cranio-caudaler Richtung sich nur ganz unerheblich ausdehnt, indem er über die Breite des Schultergürtels nicht hinaussteht. Das ganze Gliedmaßenskelet besteht bei diesem Thier lediglich aus einer gebogenen, oben und unten zugespitzten Spange, welche an der Stelle ihrer größten Konvexität eine rundlich warzenförmige Prominenz trägt.

Von diesem Höcker wächst nun in der Folgezeit das Skelet der Flosse aus, indem er sich nach hinten in das bindegewebige Substrat zwischen die dorsal und ventral dicht unter der Flossenoberfläche propagirenden Muskelknospen einschiebt. Der Ort des stärksten Wachstums ist während dieser Periode zunächst die caudale Spitze der zum Schultergürtel senkrecht stehenden Prominenz, obwohl allerdings ziemlich bald auch eine Längsseite derselben zu wuchern beginnt, und zwar die äußere laterale. Dass dem so ist, sieht man auch an der dort mangelnden Schärfe der Grenze des Vorknorpels, der an den Orten stärkeren Vordringens allmählicher in das indifferente Mesenchym der Umgebung übergeht. Die schon oben offen gelassene Frage, wie dieses Wachstum vor sich gehe, ob eine fortschreitende »Differenzirung der Mesoblastzellen in situ«, wie es BALFOUR für den Schultergürtel angiebt, oder ob ein Vordringen durch sich neu bildende, aus den schon vorhandenen Skeletzellen hervorgehende, an diese sich gleichmäßig ansetzende Zellgenerationen statthat, wage ich nicht zu entscheiden. Die an der Wachstumsgrenze so viel häufigeren Mitosen möchte ich weder für die eine noch für die andere Anschauungsmöglichkeit ins Feld führen.

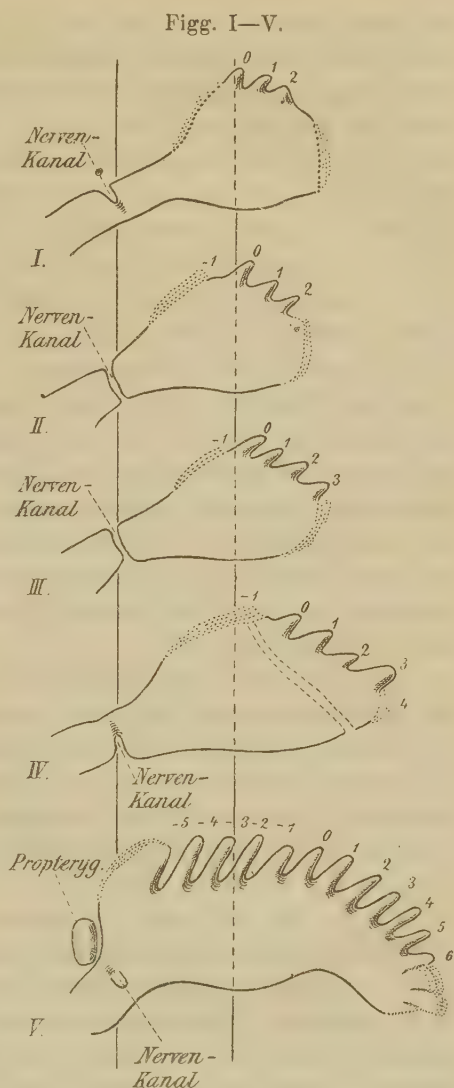
Durch dieses nach zwei Richtungen, caudal- und lateralwärts erfolgende Wachstum entsteht eine solide Platte, die mit einem Stiel in die Schultergürtelanlage übergeht und zunächst etwas verschwommene, aber glatte, ungekerbte Ränder zeigt, etwas länger wie breit ist und etwa die Form eines gleichschenkeligen, an den Spitzen abgerundeten Dreiecks hat. Die Basis desselben würde nach der Körperwand zu liegen. Sie bildet mit dieser zunächst einen nach hinten offenen spitzen Winkel, der allmählich kleiner wird und beim ausgewachsenen Thier so gut wie verschwunden ist, bei den jüngeren Stadien aber bis zu 15° und 20° gemessen wurde. Von irgend welchen Andeutungen künftiger Radien findet man zunächst absolut nichts, weder, wie gesagt, am Rande noch auch irgendwo in der Kontinuität der Anlage. Sie zeigt an allen ihren Punkten eine gleichmäßige, sehr zellenreiche, protoplasmaarme, dichtkernige Struktur.

Wie dann die Radien entstehen, sehen wir in der Figurensérie I—IV. Die Zeichnungen stammen von fast gleichgroßen Thieren, sind bei derselben Vergrößerung angefertigt und bei Parallelität der Flossenbasis so unter einander gestellt, dass die Nervenlöcher, die wir als gute Fixpunkte bei Entwicklungsserien von *Spinax*¹ annehmen können, durch eine Linie mit einander verbunden sind. Eine zweite Linie habe ich parallel zu dieser durch den zuerst ausgebildeten, mit *o* bezeichneten Radius der Fig. I gezogen, die von den vier ersten Figuren das jüngste Stadium wiedergiebt. Ich nenne diese die *o*-Linie. Wären alle vier Flossen ganz genau gleich alt, so würde diese Linie selbstverständlich auch bei II, III und IV genau denselben Punkt desselben Radius treffen. Durch das inzwischen eingetretene Wachsthum des Skeletes wird dieser aber kontinuierlich um ein Geringes nach rechts, also caudalwärts verschoben, so dass die *o*-Linie nach und nach um eine Kleinigkeit nach links vom ersten Radius zu liegen kommt.

Die Radien erscheinen als einfache Sprossgebilde der Flossenplatte, für welche ich von nun an den von BALFOUR (VETTER, 1881, pag. 547) eingeführten Namen: *Basipterygium* benutzen will. Sie sind die Produkte des auf bestimmte Stellen beschränkten, dort aber vermehrten Wachsthums. Und zwar bemerken wir die eigenthümliche Erscheinung, die aus den Figg. I—IV deutlichst hervorgeht, dass die Radien nicht, wie alle Untersucher annehmen, sich der Reihe nach in cranio-caudaler Folge differenziren. Im Gegentheile finden wir, dass sie von einem Punkte über der Mitte des *Basipte-*

¹ Die den Schultergürtel durchbohrenden Nervenkanäle, die den Weg für die diazonalen Brustflossennerven des Plexus brachialis bei Haien und Rochen bilden, sind verschiedener Art (BRAUS, 1898). Ein Hauptkanal umschließt die Hauptmasse der Nervenfasern, und zwar die am meisten rostral entspringenden; eine variable Anzahl accessorischer Kanälchen durchbricht caudal von diesem den Gürtel. Sie enthalten Bündel solcher Nerven, die im Begriff sind, je nach der Richtung der an der Rumpflängsseite stattfindenden Wanderung der Extremität in das Innervationsgebiet derselben einbezogen zu werden (Rochen) oder aus ihm auszuseiden (Squaliden), und sind demgemäß selbst mit ihren Nerven auf einer Wanderung vom oder zum Hauptkanal begriffen. Natürlich ist die Lage dieser accessorischen Durchbrechungen des Schultergürtels eine auch bei Thieren derselben Species stark variable. Anders ist es mit dem Hauptkanal, dessen Topographie im Gürtel eine sehr konstante bleibt. Der bei *Spinax* vorhandene und in den Figg. I—V etc. gezeichnete Kanal ist der Hauptkanal dieses Thieres. Seine Befähigung zum Fixpunkte in embryologischen Serien wird durch seine Weite in einem dünnen Gürtel, die relativ hohe Konstanz seines Inhaltes und vor Allem durch den Mangel accessorischer Kanälchen, der eine Verwechselung unmöglich macht, erhöht.

rygiums (Radius 0) in cranialer (Radius — 1), sowie in caudaler (Radius 1, 2 etc.) Richtung nach einander entstehen. Den ersten Radius sahen wir als zipfelig ausgezogene Ecke der lateralen Basipterygialkante hervorsprossen, und die nächstfolgenden sich caudal hiervon und in derselben Weise dem Längenwachsthum des Basipterygiums folgend, daran anschließen. Währenddessen vergrößert sich, dem Wachsthum des ganzen Thieres entsprechend, auch die Distanz zwischen dem erstentstandenen Radius und dem Nervenloche. Die Fig. V stellt die Flosse eines Thieres von 31 mm dar, also eines verhältnismäßig beträchtlich älteren Individuums als die sind, denen I—IV angehören (27—27½ mm). Es müsste, wollten wir auch die Verschiebung des Radius 0 bei Figg. I—IV Variirungen zur Last legen, und ließe sich eine Produktion von Radien in distalo-proximaler Richtung ausschließen, jedenfalls die Entfernung dieses cranialsten Radius von dem Nervenloch und damit auch von der 0-Linie ganz bedeutend größer geworden sein wie bei IV, III, II und I. Denn der Vorknorpel kann



Figg. I—IV sind Brustflossenskelete von 27 mm langen *Spinax*-Embryonen; I und III sowie II und IV je einem Thier angehörend. I und II sind den rechten, III und IV den linken Flossen entnommen, von letzteren der Vergleichung halber das Spiegelbild gezeichnet. Wo die Kontouren punktiert dargestellt wurden, waren sie im Präparat undeutlich. Dies gilt für alle Figg. I—IX inkl. In Fig. IV ist eine in dem zu Grunde liegenden Präparat vorhandene kleine Rissstelle durch Strichelung wiedergegeben. Fig. V ist das rechte Brustflossenskelet eines *Spinax* von 31 mm. Die übrigen Bezeichnungen siehe Text. Vergrößerung der Figg. I—V 24 fach. Graphische Rekonstruktion.

natürlich zwischen dem von Fig. IV und dem von Fig. V repräsentirten Stadium nicht zusammengeschmolzen sein. Da er im Gegentheil gewachsen sein muss, und da die Vergrößerung des Präparates genau dieselbe ist, wie die der vier ersten Zeichnungen, so nöthigt uns der in Fig. V dargestellte Befund, nach welchem Radien sogar links vom *O*-Strich liegen, zu der Annahme, dass auch Radien cranialwärts von dem erstausgebildeten sich differenzirten.

Dieses Ergebnis steht im Widerspruch mit dem Erfahrungssatz, zu dem man wohl bei allen segmentirten Organen des Wirbelthierkörpers gelangt ist, dass nämlich die Entwicklung der Körperteile in cranio-caudaler Richtung erfolgt. Speciell unser Thema betreffend, sagt MOLLIER: »Wie die Anlage der Seitenleiste, geht auch der Knospenvorgang und überhaupt die ganze Bildung der Extremität in proximo-distaler Richtung vor sich.« Es ist klar, dass nur phylogenetische Momente schwerwiegender Natur die Erklärung einer solchen Ausnahme, wie ich sie darstellte, geben können. Wir werden genöthigt sein, in der Ascendenz unseres Thieres nach einem Vorgange zu suchen, den wir als Veranlassung für diese Ausnahme ansprechen können.

Auch in der Verschwommenheit der Umriss an der Spitze des Basipterygiums und an dem cranialen Ende seiner Lateralkante sehe ich ein Merkmal dafür, dass an diesen beiden Stellen noch eifriges Wachsthum besteht. Die Spitze des Basipterygiums hat sich währenddessen etwas einwärts gebogen, und die dort vorhandenen Furchen deuten auf baldige neuerliche Differenzirungen von Radien hin.

Fassen wir erst noch ein anderes Gebilde ins Auge, das die Verhältnisse auf der Fig. V denen von Figg. I—IV gegenüber complicirt. An dem cranialen Theil des Basipterygiums finden wir einen rundlichen Vorknorpelkörper, der uns die Frage nach seiner Bedeutung aufdrängt. Er hat sich in der Zwischenzeit zwischen den Stadien IV und V vom Basipterygium abgelöst, indem dieses zuerst einen Höcker bildete, der sich dann abtrennte. Seine weitere Entwicklung lässt mich in ihm das Propterygium erkennen, dessen so frühzeitige Entwicklung auffällig ist. Diese Beobachtung widerspricht BALFOUR'S Worten (VETTER, pag. 551): »(Der basale Theil der Platte) zerfällt zunächst nur in zwei Stücke, in ein kleineres vorderes Stück am Vorderende und in ein größeres hinteres Stück, welches der Basis der übrigen Flosse entlang zieht. Das vordere schließt sich mit seiner Basis unmittelbar dem Brustgürtel an und gleicht in

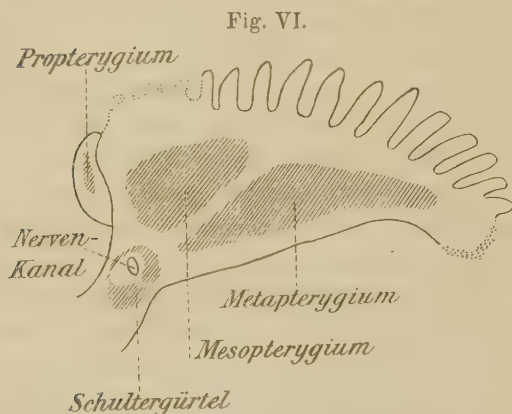
dieser Hinsicht dem vorderen Flossenstrahl des Beckengürtels. Es stellt die Anlage des Mesopterygiums und des Propterygiums dar. < Nach meinen Präparaten isolirt sich aber das proximalste Basale zuerst (und zwar auch vom Schultergürtel), während sein Radius sich zuletzt von allen Radien der cranialen Differenzirungshälfte ausbildet.

Dem Propterygium benachbart, trägt das Basipterygium eine starke Verbreiterung, deren Rand in ganz jungen Vorknorpel übergeht. Wir sehen, dass diese breite Prominenz im Ganzen und Großen den noch fehlenden Mesopterygialradien entspricht, die bei weiterem Fortschreiten des Radienbildungsprocesses dort noch entstehen werden. Denn nehmen wir an, dass der zuerst entstandene Radius *0* in Fig. V nur um zwei Radien von dem *0*-Strich nach rechts geschoben sei, so zählen wir von ihm aus nach links vier neuentstandene Radien. Wie uns nun ältere Stadien lehren, entstehen cranial aus jenem breiten Vorsprung der Fig. V sicher mindestens noch drei Radien, so dass wir also dann mindestens sieben negativ zu bezeichnende Radien hätten. Da aber das Mesopterygium im ausgewachsenen Zustand fünf Radien besitzt, das Propterygium einen — also insgesamt auf dem Pro- und Mesopterygium sechs aufsitzen —, so komme ich zu dem Schluss, dass der zuerst entstandene Radius, den ich mit *0* bezeichnet hatte, im späteren Alter mindestens der zweite (cranio-caudalwärts gezählt) Metapterygialradius ist. Ich glaube, dass diese Zahlen noch zu niedrig gegriffen sind, und dass wir den erst-entstandenen Radius beim ausgebildeten Thier noch weiter terminal zu suchen haben. Die Zifferbezeichnung der Fig. 5 ist demnach innerhalb enger Grenzen eine nur muthmaßliche.

In Fig. V finden wir also das Skelet folgendermaßen beschaffen: Noch mit dem Schultergürtel verbunden, im Ganzen relativ breit, am Rande mit noch nicht abgetrennten Radien besetzt, stellt es eine, mit Ausnahme des Propterygiums, noch nicht irgend wie in Basalien zerfallene Platte, die in allen ihren Theilen vorknorpelig ist, dar. Es ist dies ungefähr das Bild, wie es das Flossenskelet im letzten Augenblick vor Beginn des Auftretens von Knorpel bietet. Und mit dem Auftreten von Knorpel im Flossenskelet hängen dann auch die wesentlicheren Neuerscheinungen zusammen, die nun in Scene treten, während die Bildung von Radien an beiden Radienbildungspolen ungestört ihren weiteren Fortgang nimmt, das ganze Skelet sich nach und nach vergrößert und, durch stärkeres Wachsthum in die Breite, eine gedrungene Gestalt annimmt.

c. Die Entwicklung des Skeletes der freien Flosse während der Verknorpelung.

Die ersten Spuren von echtem Knorpel finden wir im Flossenskelet von *Spinax*-Embryonen von etwa 37 mm Länge. Hier tritt uns bei mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten die Thatsache entgegen, dass an zwei Stellen der bisherigen Basipterygialplatte die Zellen ein wenig aus einander rücken und Spuren von Knorpel-



Rechtes Brustflossenskelet eines 37 mm langen *Spinax*-Embryo. Man sieht die Anfänge der Verknorpelung (schraffirt), den Knorpelkern des Meta-, den des Meso- und den des Propterygiums, das Nervenloch im Schultergürtel. Das Skelet ist durchsichtig gedacht, so dass sowohl die Kontouren des Knorpels als des Vorknorpels gezeichnet werden konnten. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 22.

zwischen-substanz erscheinen. Diese Knorpelinseln, deren Kerne zunächst noch sehr vorknorpelig aussehen, wachsen nun langsam gegen einander zu und gegen den Rand des Skeletes hin, ohne aber zu konfluieren. Ein klein wenig früher geht derselbe Process im Schultergürtel vor sich, so dass also eine Verknorpelung der Extremität von vier Punkten aus stattfindet, indem wir das schon lange losgelöste und natür-

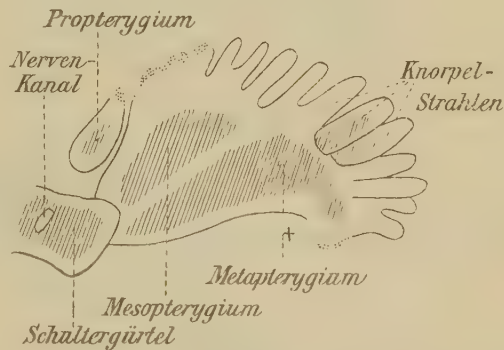
lich auch, was die Verknorpelung anlangt, seine eigenen Wege gehende Propterygium als vierten Umwandlungspunkt nehmen. Die beiden ersterwähnten Knorpelpartien entsprechen dem Meso- bzw. Metapterygium. Was dies letztere anbetrifft, so unterscheidet es sich bekanntlich von den anderen Basalien dadurch, dass es bei ausgewachsenen Thieren einen (Stamm-) Radius trägt, der seinerseits wieder sekundäre Radien, die ganz den Pro- und Mesopterygialradien entsprechen, besitzt. Es ist also beim Metapterygium zwischen Basale und Radien eine anatomische Unterordnung eingeschaltet. Da dieser Radius den Stamm des Metapterygiums nach der Spitze hin fortsetzt, nenne ich ihn den Stammradius des Metapterygiums, indem ich diesen Ausdruck von GEGENBAUR, aber in etwas anderem Sinne, entlehne. Diese Sonderstellung des Metapterygialstammradius giebt

sich auch in der Entwicklungsgeschichte des Flossenskeletes kund. Der Verknorpelungsprocess schreitet nämlich vom Metapterygium über die Gegend der Angliederung des Stammradius in diesen hinein fort, so dass zu einer Zeit der Embryonalperiode (Embryonen von etwa 37—40 mm Länge) Metapterygium + Stammradius einen einzigen soliden Knorpel bilden. Dies ist um so auffälliger, als ein solches Verhältnis eines Basale zu einem ihm angehörenden Radius sonst nirgends in der Entwicklungsgeschichte zu beobachten ist. Denn sehen wir nach, wie es sich mit der Verknorpelung der anderen Radien des Metapterygiums und denen des Meso- und Propterygiums verhält, so finden wir Folgendes:

Ist ein vorknorpeliger Radius nach Beginn der Sonderung des Mesopterygiums vom Metapterygium zu einer gewissen Größe herangewachsen, so tritt auch in ihm ein kleines selbstständiges Verknorpelungscentrum auf, das zuerst eine relativ große Entfernung vom Basale aufweist, aber bald diesem entgegenwächst, indem es lateral- und proximalwärts propagiert und zunächst meist die Form eines Dreiecks hat, dessen Spitze nach dem künftigen Radialende orientirt ist.

Der Vorknorpelstreif zwischen Basale und Radius wird schmaler und schmaler und bleibt zuletzt als röthliches Band zwischen den stark hämatoxylin-fingirten, blauerer Knorpeln übrig. Bemerkenswerth ist auch hier wieder die zeitliche Prävalenz gewisser Metapterygialradien. Wir sehen sie im Stadium von 38 mm Länge als erst-abgegliederte, in ihrer Verknorpelung schon so weit vorgeschritten, dass ihre Knorpelkerne von denen der Basalia nur noch geringe Distanzen aufweisen, während die benachbarten Radien kaum beginnende Verknorpelung zeigen.

Fig. VII.



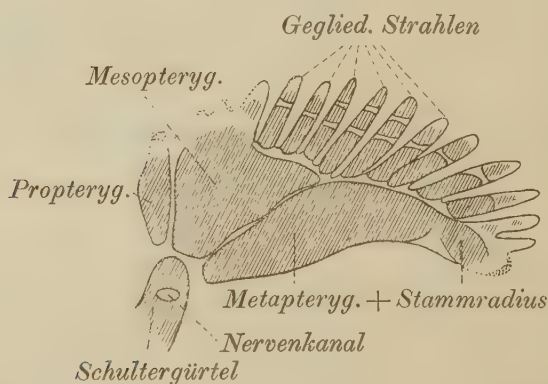
Linkes Brustflossenskelet eines 38 mm langen *Spinax*. Spiegelbild. Man erkennt die schraffürten Knorpelkerne des Meta-, Meso-, Propterygiums und des Schultergürtels, von letzterem umschlossen das Nervenloch. Die Knorpelkerne von Radien des Metapterygiums zeigen proximal ihre größte Ausdehnung. Die Ebene des Objekts fällt nicht ganz mit der der Zeichnung zusammen. Sie liegt links oben vor, rechts unten hinter dieser. Dadurch erscheint der Winkel des Metapterygiums bei + spitzer und die ganze Flosse schmäler als in Wirklichkeit. Graphische

Rekonstruktion. Vergr. 22.

Ganz den gleichen Process finden wir, wenn wir die »Abgliederung« der Radialglieder zweiter und dritter Ordnung von denen erster Ordnung untersuchen.

Die Gelenke, falls man von solchen bei *Spinax* reden kann, werden nach Vorausgehendem also zuerst so angelegt, dass nicht etwa von einer diffus gewebigen Anlage, sei es Vorknorpel oder Knorpel, gewisse Streifen durch Resorption gelockert werden, wie das z. B. MOLLIER (1893, pag. 36) annimmt, sondern so, dass diese Streifen beim Verknorpelungsprocess bezw. bei der Skeletanlage ausgespart werden. Ich stimme in dieser Beziehung voll und ganz R. SEMON's Worten (1898, pag. 98) zu: »Wenn ich diese Angaben

Fig. VIII.



Linkes Flossenskelet eines *Spinax* von 40 mm. Dem Metapterygium und seinem Stamradius kommt ein gemeinsamer Knorpelkern zu. Die Resorption des Knorpels ist von der proximalen Seite her schon ziemlich weit vorgeschritten. Die Radien sind mit zwei bis drei differenzirten Knorpelgliedern versehen. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 22.

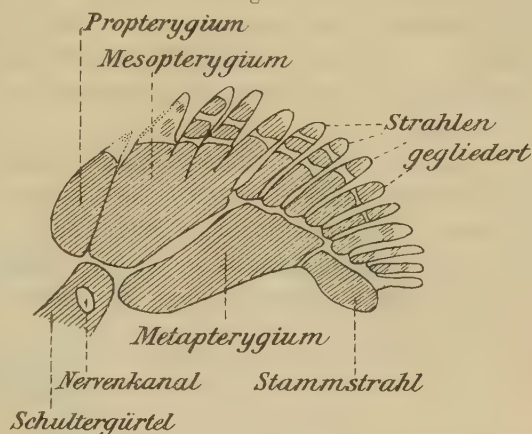
MOLLIER's beanstande, . . . so trifft mein Einwand mehr den Ausdruck als die Beobachtung. Kein Reduktionsvorgang, kein Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der kontinuierlichen ersten Skeletanlage findet statt, sondern der Vorknorpel erhält sich gerade an jenen Stellen am längsten, während in den Bezirken, welche zu Gliedern des Skeletes werden, die Umwandlung in Hyalinknorpel in rascheren Schritten fortschreitet.« Ein Skeletstadium, wie es WIEDERSHEIM beschreibt (1892, pag. 150): »und es existirt somit auch bei der vorderen Extremität ein Entwicklungsstadium, wo dieselbe mit ihrem zugehörigen Gürtel eine einheitliche, nur von Nervenlöchern unterbrochene Knorpelmasse bildet, so dass also das

Schulter- wie das Hüftgelenk durch einen Resorptionsprocess zu Stande kommt,« . . . existirt bei meinem Objekt nicht. Wohl aber würde WIEDERSHEIM's Satz völlig zu Recht bestehen, wenn man statt »Knorpelmasse«

Vorknorpelmasse einsetzte. Im Vorknorpelstadium besteht allerdings, wie wir oben gesehen haben, Anfangs ein solcher einheitlicher Zusammenhang. Aber mit dem ersten Schritte zur knorpeligen Gewebsumwandlung im Skelet der ganzen Extremität erlangt jedes Skeletelement, wenn es nicht schon vorher selbständig geworden ist (Basalepropterygii), gleich beim Beginne seiner Existenz seine völlige anatomische Selbständigkeit — mit der einen oben erwähnten interessanten Ausnahme, welche den Stammradius des Metapterygiums betrifft.

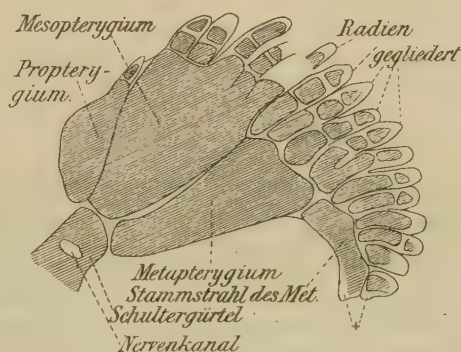
Denn während alle Gelenke, welche am ausgewachsenen Thiere funktionieren, in der angegebenen Weise entstehen, widerspricht dieser Regel dasjenige zwischen Metapterygium und Metapterygialstammradius. Hier allein wird auch im Bereiche des Gelenkes hyaliner Knorpel in einem bestimmten Entwicklungsstadium angetroffen. Hier allein wird der Knorpel auch später wieder resorbirt. Hier tritt

Fig. IX.



Rechte Flosse eines *Spinax* von 45 mm. Der Stammradius ist vom Metapterygium abgelöst. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 14.

Fig.



Rechtes Brustflossenskelet eines *Spinax* von 50 mm. Die Radien am Mesopterygium sind durch eine kleine Läsion des Objekts etwas defekt. Bei + hat sowohl der Metapterygialstammradius als auch sein letzter Radius je einen postaxialen Vorsprung. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 11.

WIEDERSHEIM's Anschauung in ihr Recht. Die betreffenden beiden Skeletstücke sind zu einer bestimmten Zeit der Ontogenie völlig ungetrennt knorpelig und besitzen zusammen die Gestalt eines langgestreckten Stabes, welcher an der Spitze stetig Radien producirt und an dem centralen Ende dem Schultergürtel aufsitzt. In der Figur, welche einem 40 mm langen Individuum entnommen ist, beginnt der Knorpel in dem fraglichen Gelenke schon wieder zu schwinden, so dass nur noch eine Knorpelbrücke durch dasselbe hindurchgeht.

Interessanter noch als alle diese Verhältnisse dünken mich andere zu sein, deren Realität BALFOUR ausdrücklich leugnet. Wenden wir unser Augenmerk nämlich einmal auf die Zahl der dem Flossenskelet ansitzenden Radien und deren allmähliches Ansteigen zu der des ausgewachsenen Thieres, so zählen wir bei Thieren von etwa

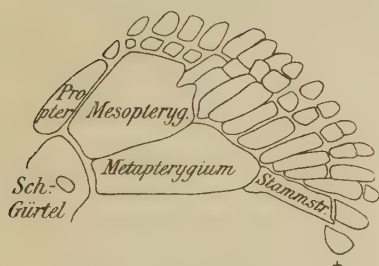
	26 mm	0—1	Radius,	
	27	-	2—5	Radien,
	30	-	4	-
	31	-	10	-
	36	-	11	-
	37—40	-	12	-
	45	-	14	-
	50—60	-	17	-
	70	-	20	-
	100	-	20	- und beim fertigen
Thier von	450	-	18	-

Das ausgebildete Flossenskelet hat also zwei Radien weniger als das vom 100 und 70 mm langen Embryo. Das dürfte an sich nicht sonderlich auffallen, da wir durch GEGENBAUR wissen, dass die Zahl der Flosseradien innerhalb der Art schwanken kann (C. GEGENBAUR: »Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere« etc. Jena 1870. pag. 435). Fand er doch bei *Acanthias vulgaris* in zwei Fällen 26, einmal 30 und dreimal nur 24 Radien ausgebildet.

Wenn wir uns aber die Skelete der 58 und 70 mm langen Thiere (vgl. Figg. XI und XII) neben dem des ausgewachsenen genauer betrachten, so erkennen wir, dass nicht nur die Anzahl der Radien, sondern auch ihre Lokalisierung am Metapterygium differirt. Bei ihnen ist an der Spitze des Stammradius, und zwar postaxial von ihr, noch ein Radius angeheftet (Figg. XI und XII ×), der beim erwachsenen Thier vermisst wird. Das Erscheinen dieses Radius kann

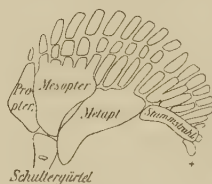
meines Erachtens nur als ein repetitorisches Auftauchen von einem in der Ahnenreihe vorhandenen, bei den Spinaciden aber wieder verschwundenen Flossenskelethabitus zu erklären sein. Wir erhalten hier ein biseriales Flossenskelet in der Ontogenese, das, wenn es auch nur einen Radius betrifft, doch deutlich genug ausgesprochen ist, um der von BALFOUR aufgestellten Forderung (VETTER, pag. 552) zu genügen: »Wenn GEGENBAUR's Ansicht richtig wäre, so sollten wir erwarten, wenn irgend sonst wo, doch gewiss beim Embryo Spuren

Fig. XI.



Rechtes Flossenskelet eines *Spinax* von 53 mm. Es sind nur die Kontouren des Knorpels gezeichnet. Derselbe ist nicht mehr schraffirt, wie in Figg. I bis X. Bei + besteht ein Postaxialradius. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 7.

Fig. XII.



Rechtes Brustflossenskelet eines *Spinax* von 70 mm Knorpel wie in Fig. XI. Bei + besteht ein Postaxialradius. Graphische Rekonstruktion. Vergr. 4.

dieser zweiten Gruppe von seitlichen Strahlen zu finden.« Und diese Spuren von Biserialität, die auch MOLLIER (pag. 35), wenn auch nur an den Muskelknospen von Rochenflossen gesehen hat, und die ein *Spinax*-Embryo von 100 mm eben so deutlich aufweist, sind wohl als dasselbe zu betrachten, was wir bei vielen Selachiern auch im fertigen Zustand¹ noch kennen: als ein Rudiment einer früheren ausgiebigen, bei den Xenacanthinen und Pleuracanthinen noch so ceratodusähnlich in Erscheinung tretenden Skeletbiserialität im Sinne GEGENBAUR's.

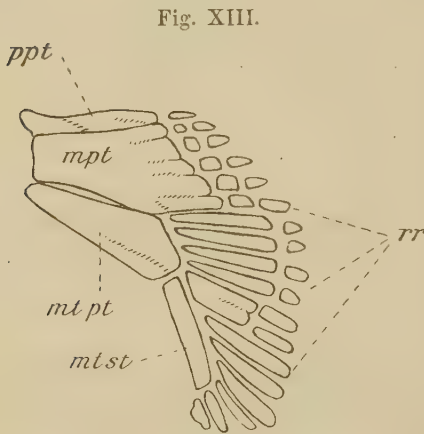
¹ C. GEGENBAUR, »Über das Archipterygium«. Jenaische Zeitschrift. VII. 1873. pag. 133 und 135, mit embryologischen Angaben, welche sich allerdings auf viel ältere Embryonen beziehen. Bei einem Heptanchus von 12 cm findet sich ein postaxialer Radius, der deutlich Spuren von höherer Differenzirung (Dreitheilung) aufweist, als der am Flossenskelet ausgewachsener Exemplare vorhandene, und ein Acanthias-Embryo von 24 cm besitzt gar eine ganze Serie von Postaxialstrahlen im Gegensatz zu dem ausgewachsenen, nur mit einem hierher beziehbaren Knorpelstückchen ausgerüsteten Thiere.

d. Die ausgewachsene Brustflosse (Fig. XIII).

Über einige Einzelheiten des ausgewachsenen Flossenskeletes von *Spinax niger* möchte ich mir noch einige histologische Bemerkungen gestatten. Sie betreffen vorwiegend die Gelenke derselben, über die uns neuerdings SEMON (1899) interessante Mittheilungen gemacht hat.

SEMON giebt an, dass die Gelenke »durchweg von den Verbindungen des Schultergürtels bezw. des Beckens mit dem ersten Gliede des Hauptstrahles bis zur Spitze nicht aus Bindegewebe, sondern aus Knorpel bestehen. Dieser Knorpel ist ein Faserknorpel, der konti-

nuirlich in den hyalinen Knorpel der Glieder, die er zu trennen scheint, übergeht.« Meine Beobachtungen decken sich im Großen und Ganzen auch hier mit denen SEMON's. Wenn auch für die Charakteristik des betreffenden Gewebes die hyaline Zwischen substanz des Knorpels fehlt, so glaube ich doch auch, dass man auf Grund der Form und der Anordnung der Zellen die Zwischenstücke zwischen den hyalinknorpeligen Gliedern kaum anders als knorpelige nennen kann; gehen sie doch auch in direkter Metamorphose aus



Linkes Brustflossenskelet eines ausgewachsenen *Spinax* von 450 mm. Von oben gesehen. *ppt* Propterygium, *mpt* Mesopterygium, *mtpt* Metapterygium, *mtst* Stamradius des Metapterygiums, *rr* Radien. Mit der Lupe gezeichnet. Natürliche Größe.

den sich lange zwischen den Knorpelgliedern erhaltenden Resten des embryonalen Vorknorpels hervor, indem dieser nach und nach faserige Intercellularmassen producirt. Ihre Konsistenz hat freilich wenig Knorpelähnliches, in so fern sie wegen des Mangels der hyalinen Grundsubstanz geschmeidig und sulzig sind und auch nur so den Anforderungen der Funktion genügen können. In einem Punkte möchte ich die SEMON'schen Befunde ergänzen in so fern, als ich in den Zwischenstücken bezw. deren Randpartien sehr reichlich elastische Elemente fand, die ich nach WEIGERT's Angabe färbte. Die eigenthümliche, wenn auch funktionell eigentlich selbstverständliche Anordnung dieser Fasern erhellt aus den Abbildungen auf

Taf. I Figg. 2 und 3. Die Fig. 2 der Taf. I bei mittlerer Vergrößerung (LEITZ Obj. 3 Oc. I) giebt ein Übersichtsbild, die Tafelfig. 3, stärker vergrößert, eine Hälfte einer solchen Gelenkverbindung wieder. Zum Verständnis muss ich hinzufügen, dass ich bei erster absichtlich nur die elastischen Fasern kolorirt habe, ohne die gleichfalls stark tingirte Grundsubstanz des hyalinen Knorpels zu berücksichtigen, damit die elastischen Elemente schärfer hervortreten. Aus demselben Grunde ist auf Fig. 3 die hyaline Grundsubstanz aschgrau wiedergegeben. Hier sieht man das Hineinstrahlen der elastischen Fasern in den Hyalinknorpel. Die feine Faserstreifung, die wir auf den SEMON'schen Zeichnungen des Gelenknorpels das Bild beherrschen sehen, tritt bei einer Vergrößerung, wie die von mir benutzte, noch nicht in Erscheinung.

Nach der SEMON'schen Eintheilung der Gelenke in Synarthrosen und Periarthrosen liegt also hier eine Zwischenstufe zwischen beiden Gelenkformen vor.

Übersichtliche Zusammenfassung der Beobachtungsergebnisse.

a. Von allen Extremitätenskeletelementen legt sich zunächst vorknorpelig der Schultergürtel an. Der Coracoidfortsatz bildet sich vor dem Scapularfortsatz aus. Die Nervenlöcher im Schultergürtel entstehen durch Nichtentwicklung des Schultergürtelgewebes an den Stellen, wo die Nerven liegen. Die Verknorpelung des Schultergürtels beginnt vor der des Skeletes der freien Flosse.

b. Das Skelet der freien Flosse wächst als stummelartiger Fortsatz des Schultergürtels von diesem aus. Sekundär sprossen dann von ihm die Radien aus, und zwar sprosst als erstentstehender ein etwa über der Mitte der Basis der Flossenplatte sich bildender Metapterygialradius. Von diesem Punkte aus schreitet die Radientwicklung in proximo-distaler und distalo-proximaler Richtung fort. An der Spitze des Metapterygialstammradius und am propterygialen Theil des Mesopterygiums findet auch fernerhin eine Radienbildung statt.

c. Die Sonderung der Basalien unter sich und vom Schultergürtel findet in folgender Reihenfolge statt: zuerst isolirt sich das Propterygium, dann der Schultergürtel vom Flossenskelet, dann das Meta- und Mesopterygium von einander. Während das Propterygium sich schon in der Vorknorpelperiode abtrennt, geschieht die Trennung der übrigen Skeletelemente von einander durch diesen entsprechende

und isolirt im Vorknorpel entstehende Knorpelkerne, die zur Form der Skeletstücke heranwachsen. Die übrig bleibenden Vorknorpelstreifen werden in den Aufbau der Gelenke hineinbezogen. Eine Ausnahme von dieser Regel macht das Gelenk zwischen Metapterygium und Metapterygialstammradius, die sich zuerst als gemeinsamer Knorpelstab anlegen, um sich später durch Resorption vom hyalinen Knorpel zu trennen.

d. In einer späten Embryonalperiode durchläuft das Flossenskelet ein Stadium, das die Merkmale eines biserialen Archipterygiums trägt.

e. Die Gelenke der ausgewachsenen Spinaxflosse bestehen aus einem Gewebe, dessen Zellen und dessen Genese es dem Knorpel, und zwar dem elastischen Knorpel, verwandt erscheinen lässt, obwohl ihm hyaline Substanz fehlt.

Folgerungen.

Wenn ich den Versuch mache, die Ergebnisse meiner Untersuchungen auf ihre Kommensurabilität mit den in der Einleitung erwähnten beiden Theorien zur Flossengenese zu prüfen, kann dieser naturgemäß nur darin bestehen, die Wahrscheinlichkeit der einen oder der anderen von beiden zu erhöhen bezw. in Frage zu ziehen. Gehen wir Punkt für Punkt vor!

1) Was zunächst die Lateralfaltenhypothese angeht, so postulirt dieselbe, wie oben angegeben,

A. eine phylogenetische Entstehung des Skeletes von außen nach innen: die Skeletelemente der Flosse sollen nach ihr in der Reihenfolge: 1) als Radian, 2) als Basipterygium, 3) als Schultergürtel sich anlegen, so dass die Radian, wie bei den unpaaren Flossen das phylogenetisch älteste, der Schultergürtel das phylogenetisch jüngste Glied der Kette seien. Es ist aber ersichtlich, dass dieser Annahme, wenigstens bei meinem Objekt, die Ontogenie keineswegs entspricht. Wir haben mit Deutlichkeit gesehen, dass von allen Skeletelementen bei Spinax der Schultergürtel als erstes Element, und zwar als ein im Mesenchym der Somatopleura gelegener Bogen sich anlegt, dass von ihm das Basipterygium erst aussprosst, wenn die Gürtelspange eine schon ziemlich beträchtliche Größe hat, und dass zuletzt am lateralen Rande des caudalwärts sich verlängernden Basipterygium die Radian sich differenziren.

B. Zweitens verlangt die Lateralfaltenhypothese, da sie eine

Gleichwerthigkeit der Flossenradien mit den Radien der unpaaren Flossen annimmt, dass diese demgemäß auch in ihrer ontogenetischen Anlage eine gewisse zeitliche und formale Gleichmäßigkeit zeigen. Auch davon kann nach meinen Untersuchungen nicht die Rede sein. Vielmehr spricht sich in dem in den Figg. I—IV illustrierten Verhalten der Radien eine deutliche Ungleichheit derselben aus. Statt dass sie, wie andere segmental entstehende Organe, eine rostro-caudale Differenzierungsfolge aufweisen, entwickelt sich ein Radius zuerst, und von diesem aus entsteht sowohl in rostraler als caudaler Richtung der übrige Radienbesatz des Basipterygiums, so dass die Annahme einer metameren Entstehung des Flossenskeletes mit der Ontogenie desselben bei *Spinax* in direktem Widerspruch steht.

Hiernach muss ich den Worten RABL's auf pag. 535 seiner neuesten Streitschrift¹ gegen die Archipterygiumtheorie entschieden entgegenreten, wenn er sagt: »Andererseits kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, und wird durch kein Raisonement aus der Welt geschafft, dass die Radien metamerische Theile des Flossenskeletes sind und dass sie als solche ihren Ursprung nehmen.«

C. Dass endlich das Basipterygium, wie es ja ein Cardinalpostulat der Lateralfaltenhypothese ist, aus Concreescenz der Radialbasen entstanden sei, ist auch aus meinen Präparaten kaum zu eruiren, da es sich in continuo anlegt. MOLLIER, der als jüngstes Stadium der Flossenskeletentwicklung das im Flossenmesenchym gelegene, noch radienlose Basipterygium sah, glaubt diesem Widerspruch durch Zuhilfenahme der Cänogenese zu begegnen, indem er mit den Vertretern der Lateralfaltenhypothese annimmt, dass die isolirte Entstehung der Radien in der Phylogenie so weit zurückliege, dass sie in der Ontogenie nicht mehr reproducirt werde, dass die einzelnen Stäbchen also gleich bei ihrer Entstehung zu einem soliden Gebilde mit einander verschmelzen. Bei *Spinax niger* wird aber auch diese Hilfshypothese durch den Nachweis der Aussprossung des Basipterygiums vom Schultergürtel und der in doppelter Richtung vor sich gehenden Differenzirung der Radien hinfällig.

Die Befunde der Ontogenie des Brustflossenskeletes von *Spinax niger* sprechen nicht zu Gunsten der Lateralfaltenhypothese. Nur durch weitgehendste Inanspruchnahme von cänogenetischen Vorgängen

¹ C. RABL, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXX. 1901. Heft 3. pag. 474 ff. Die Arbeit erschien erst nach Einreichung meines Manuskripts.

sind sie mit der Seitenfaltentheorie vielleicht, aber immer in gezwungener Weise, in Einklang zu bringen!

2) Andererseits verlangt die Archipterygiumtheorie, wie oben dargelegt:

A. Entwicklung der Skeletelemente von innen nach außen in der Reihenfolge: Schultergürtel, Basipterygium, Radienbesatz. Dem entspricht, wie die specielle Darstellung meiner Befunde nachweist, die Ontogenie in vollem Umfange.

B. Da die Archipterygiumtheorie als das Primäre ein biseriales Archipterygium ansieht, aus dem erst sekundär das uniserial sich entwickelt habe, erfordert sie, dass in der Ontogenie eines uniserialen Flossenskeletes, wenn anders die Erscheinung nicht einer Cänogenie erlegen ist, eine vorübergehende Biserialität nachweisbar sei. Damit stimmt mein Befund an der Flosse meiner 58 und 70 mm langen *Spinax*-exemplare vortrefflich überein. Der in diesen Entwicklungsbildern in die Erscheinung tretende Postaxialradius, der mit Sicherheit später wieder zu Grunde geht, liefert eine Erweiterung ähnlicher (oben citirter) Befunde von GEGENBAUR an freilich viel älteren Embryonen von *Heptanchus* (12 cm) und *Acanthias* (24 cm) und eine Ergänzung paläontologischer Beobachtungen (*Xenacanthus*, *Pleuraacanthus*)¹.

C. Drittens verlangt die Archipterygiumtheorie eine Verschiedenheit in der Anlage der Radien des Metapterygiums einerseits und des Meso- und Propterygiums andererseits. Da das Metapterygium nach der Archipterygiumtheorie in die primäre Achse des Archipterygiums fällt, sind die ihm ansitzenden Radien basioterminalwärts in dem Maße entstanden, als die Achse länger wurde. Das Meso- und Propterygium dagegen sind nachträglich von der Achse auf den Schultergürtel übergetreten, also in entgegengesetzter Richtung, wie die Radien des Metapterygiums zur Ausbildung gekommen. Dem entspricht in der Ontogenie der *Spinax*-flosse die Anlage der Radien:

¹ Dass aber dieser Radius verhältnismäßig spät in der Entwicklung auftaucht (Embryo 58 mm), hat nichts Auffallendes, wenn man bedenkt, dass zu dieser Zeit überhaupt erst das terminale Ende des Skeletes zur Anlage kommt. Es ist also diese Erscheinung nur ein Theilvorgang der allgemein und eben so für diesen Theil der Flosse gültigen Entwicklungsfolge, welche von vorn nach hinten am Körper fortschreitet. Eine frühere Ausbildung terminaler Radien wäre gar nicht zu erwarten. Andere als solche an der Flossenachse proximal gelegene Radien der medialen Seite sind an unserem Objekt auch in der Ontogenie nicht erhalten.

+ 1, + 2 etc. craniocaudalwärts und die der Radien: — 1, — 2, — 3 etc. caudocranialwärts.

D. Es besitzt demgemäß das Basale metapterygii als ursprüngliche Achse eine besondere Stellung gegenüber den anderen Basalien. Es ist nicht wie diese durch Concrescenz von Radien entstanden, sondern als einziges Skeletelement selbständig angelegt. Dem entsprechend finden wir in der Ontogenie von *Spinax niger* eine Eigenartigkeit des Metapterygiums darin, dass es eine kontinuierliche knorpelige Anlage erfährt, und darin, dass sich das Gelenk zwischen dem Basale und dem Metapterygialstammradius als Einziges durch Resorption von Knorpel bildet.

E. Endlich ist nach der Archipterygiumtheorie das Basale propterygii früher selbständig geworden als das Basale mesopterygii gemäß seines früheren Übertretens von der Achse auf den Schultergürtel. Ontogenetisch sehen wir diesen Vorgang bei *Spinax niger* dadurch wiedergegeben, dass das Propterygium sich schon während der Vorknorpelperiode von dem Skeletganzen abtrennt, während die Sonderung des Mesopterygiums erst bei Beginn der Verknorpelung stattfindet. Also auch in diesem fünften Punkt haben wir Übereinstimmung der Theorie mit den ontogenetischen Befunden zu konstatiren!

Es soll mit Vorstehendem nicht behauptet werden, dass die Ontogenie, wie sie in meiner Arbeit geschildert ist, das, was die Archipterygiumtheorie verlangt, in vollem Umfange wiederholt. Sie zeigt uns nicht, dass ein Kiemenbogen successive zum Extremitätenskelet wird, ja sie zeigt uns nicht einmal die Entstehung des Basale meso- und propterygii durch Concrescenz von Radien. Letztere ist aber durch die Paläontologie sicher belegt (Cladodontiden)¹ und kann kein sehr altes Erbtheil der Selachier sein. Wir können also bei offenbarem Ausfall solcher relativ wenig weit zurückliegenden Vorgänge nicht erwarten, dass alle und namentlich alle sehr weit zurückliegenden Entwicklungsphasen wiederholt werden, ohne uns dem Vorwurf, den RABL kürzlich den Vertretern der Archipterygiumtheorie gemacht hat, auszusetzen, allzusehr Cänogenien zu Hilfe zu nehmen.

Das jedoch, was in der geschilderten Ontogenie erhalten

¹ Die hierher gehörige Litteratur findet man citirt in: H. BRAUS: »Über neuere Funde versteinerner Gliedmaßenknorpel und -Muskeln von Selachiern.« Verhandl. der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXXIV.

ist, fügt sich zwanglos in den Rahmen der Archipterygiumtheorie ein. Bei der Lateralfaltentheorie ist das keineswegs der Fall. Diese hat demnach kein Recht, sich speciell auf die Ontogenie zu berufen, so weit das Skelet in Betracht kommt.

Manches meiner Befunde freilich bleibt nach meinen Präparaten noch völlig unerklärt, wie u. A. die bei so vielen Selachiern auffällige Knickung des Metapterygialstammradius zu seinem Basale.

Zusammenstellung der im Text citirten Litteratur.

- 1) BALFOUR, F. M., A Treatise on comparative embryology. Vol. II. London 1881. Deutsch von B. VETTER: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. Jena 1881.
- 2) — On the development of the sceleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata. (Proc. Zool. Soc. London 1881. B.) Reprinted Mem. Edition. Vol. I. pag. 214—234. 2 Tafeln.
- 3) BRAUS, H., II. Die paarigen Gliedmaßen. pag. 501—629. Morph. Jahrbuch. Bd. XXVII. 7 Tafeln, 12 Textfiguren. Leipzig 1899.
- 4) — Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaßen bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. in: SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Jena, Gustav Fischer. 1900.
- 5) DÖDERLEIN, L., Das Skelet von Pleuracanthus. Zool. Anzeiger. Bd. XII. pag. 123—127. 1 Textfigur. Leipzig 1889.
- 6) FRITSCH, A., Über die Brustflosse von Xenacanthus Decheni Goldf. Zool. Anzeiger. Bd. VI. pag. 113—114. 1 Textfigur. Leipzig 1888.
- 7) GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. Schultergürtel der Wirbelthiere, Brustflosse der Fische. 9 Tafeln. Leipzig 1865.
- 8) — Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschrift. Bd. V. pag. 397—447. 2 Tafeln. Leipzig 1870.
- 9) — Über das Archipterygium. Ibidem. Bd. VII. pag. 131—141. 1 Tafel. Leipzig 1873.
- 10) — Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Morph. Jahrbuch. II. pag. 396—420. 4 Textfiguren. Leipzig 1876.
- 11) — Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen von DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. Ibidem. Bd. V. pag. 521—525. Leipzig 1879.
- 12) — Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morph. Jahrbuch. Bd. XXII. pag. 119—160. 5 Textfiguren. Leipzig 1895.
- 13) — Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. Leipzig 1898.
- 14) GÜNTHER, A., Description of Ceratodus. Phil. Transaction. Part II. pag. 511—572. 13 Tafeln. London 1871.

- 15) HUXLEY, F. H., On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of fishes. *Proceed. Zool. Soc.* 1876. pag. 24—58. 10 Textfiguren. London 1876.
- 16) MOLLIER, C., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. *Anatom. Hefte.* III. pag. 1—156. 8 Tafeln. 12 Textfiguren. Wiesbaden 1894. (Ausgegeben am 15. Juni 1893.)
- 17) RABL, C., Theorie des Mesoderms. 1897. Leipzig, W. Engelmann.
- 18) ——— Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. *Zeitschrift für wiss. Zoologie.* LXX. 3. pag. 474 ff. 1901.
- 19) SEMON, R., Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus forsteri*. *Zool. Forschungsreisen.* pag. 61—111. 7 Tafeln, 4 Textfiguren. Jena 1898.
- 20) ——— Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkbildungen bei den Wirbelthieren. *Festschrift für C. v. KUPFFER.* pag. 353—364. 1 Tafel, 5 Textfiguren. Jena 1899.
- 21) WIEDERSHEIM, R., Das Gliedmaßenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1872. Mit Atlas.
- 22) WEIGERT, C., Über eine Methode zur Färbung elastischer Fasern. *Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie.* Bd. IX. 1898. Jena, Gustav Fischer.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1 stellt einen durch die Ebene des Schultergürtels eines 23 mm langen *Spinax*-Embryo gelegten Schnitt dar, welcher zugleich den größten Durchschnitt durch die Anlage des dem Schultergürtel höckerförmig ansitzenden Flossenskeletes zeigt. Durch das letztere wird der Schultergürtel in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt getheilt. Ein Extremitätennerv dringt in die Anlage des Schultergürtels ein. In dem Mesenchym der freien Flosse erkennt man drei Muskelknospen. Die Hautduplikatur des Flossensaumes ist von ihrer Unterlage abgelöst. Vergr. 42fach.
- Fig. 2. Längsschnitt durch eine Partie des Radienbesatzes eines 450 mm langen ausgewachsenen *Spinax niger* Bon. Es ist die Verbindung zwischen den Radialgliedern zweiter und dritter Ordnung dargestellt. Die elastischen Elemente der verbindenden Gewebsmasse sind roth gefärbt. Die Färbung des Knorpels und Bindegewebes in dem Präparate ist nicht wiedergegeben. Vergr. 21fach.
- Fig. 3. Der in der Fig. 2 ein rechtes Drittel der quergeschnittenen Synarthrose ausmachende Abschnitt ist hier bei 200facher Vergrößerung dargestellt. Die Knorpelgrundsubstanz ist grau gezeichnet. Die elastischen Elemente sind wie auf dem Präparate rothviolett gehalten. Man erkennt deutlich die Beschaffenheit der Zellen zwischen den elastischen Fasern als Knorpelzellen, welche in die Elemente der aus hyalinem Knorpel aufgebauten Gliedstücke des Flossenstrahles übergehen.

Beitrag zur Kenntniss der Beziehungen der Taenia semicircularis.

Von

N. Loewenthal,

a. o. Prof. der Histologie an der Universität Lausanne.

Mit Tafel II.

Einleitende Bemerkungen.

Der Verlauf und die Beziehungen des hinteren ventralen Theiles der Taenia semicircularis (Stria terminalis, Stria cornea) sind noch bei Weitem nicht festgestellt. Der Schilderung gemäß, die wir in der neuesten Auflage des großangelegten Handbuches von A. v. KÖLLIKER finden, endet die Stria terminalis, nach hinten zu, theils im Linsenkerne, theils im Nucleus amygdalae von GANSER (welcher Kern aber nach HONEGGER und v. KÖLLIKER nur einem Theile des Linsenkerns entspricht), theils noch in der grauen Substanz an der Spitze des Unterhorns, welche Gegend dem eigentlichen Mandelkerne des Menschen entsprechen soll (vgl. 6. Aufl., Bd. II, 1896, pag. 625 bis 628). Ferner ist noch von einem Theile der Stria die Rede, der zuerst als ein longitudinal verlaufendes Faserbündel im tiefsten Theile des Lobus pyriformis auftritt, zieht ferner in dorso-ventraler Richtung und in der lateralen Wand des Unterhorns bis zum Nucleus caudatus hinauf, wo das Bündel horizontal sich umbiegt; »dann scheidet sich die Stria in ein dorsales und in ein ventrales Stück« (a. a. O., pag. 628). Es bleibt aber dabei unbestimmt, mit welcher Region des Lobus pyriformis der zuletzt erwähnte Theil der Stria in Verbindung tritt; auch ist es nicht zu ermitteln, wie sich dieser Faserzug im Bereiche der erwähnten Scheidung der Stria in zwei Theile verhält und namentlich in Hinsicht auf die vorhergenannten

Endigungen der Stria. Die fragliche Schilderung bezieht sich insbesondere auf das Kaninchenhirn.

Von den älteren, die Verbindungen des hinteren ventralen Theils der Stria cornea mit der Rinde betreffenden Angaben mögen diejenigen von MEYNERT und HUGUENIN erwähnt werden. Nach MEYNERT nimmt die Stria cornea von der Spitze des Schläfenlappens ihren Ursprung (STRICKER's Handbuch, pag. 720 und 725). HUGUENIN nimmt an, dass der fragliche Faserzug den Mandelkern durchbohrt, um in der Rinde an der Spitze des Schläfenlappens zu enden (Allgem. Pathologie, anat. Abth., 1873, pag. 89 und 91). Welches Rindengebiet eigentlich mit dieser Benennung gemeint wird, ist eingehender nicht angegeben.

GANSER hingegen kommt in seiner Untersuchung über das Gehirn des Maulwurfes zum Schluss, dass die Stria terminalis aus dem Mandelkerne entsteht (Morph. Jahrbuch, VII, 1882, pag. 666). Es wird darunter ein tiefer gelegener, an den Linsenkern anstoßender Kern gemeint, von dessen genauerer Lage noch weiter unten die Rede sein wird, und der von anderen Forschern als ein Theil des Linsenkerns gedeutet wurde.

Der Rindenursprung eines Theils der Taenia semicircularis hat einen neueren Vertreter in HONEGGER gefunden. In einer an bibliographischen Daten sehr reichhaltigen und auch die ältere einschlägige Litteratur berücksichtigenden Untersuchung desselben (Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Fornix etc. Recueil zoolog. suisse, T. V, 1892) ist von einem Bündel der Taenia semicircularis die Rede, das sich durch die markweiße Färbung unterscheidet, und in eine Zellenanhäufung, die dicht an dem vorderen medialen Rande des Lobus hippocampi sich vorfindet, gelangt. Diese Zellenanhäufung soll einem schon von GANSER gesehenen Kerne (*t.ol.k*) entsprechen; doch wurde dieser Kern von dem Letzteren als zu der Rinde des Lobus olfactorius gehörig und als den Rest des Tractus olfactorius lateralis aufnehmend angesehen, was HONEGGER aber bestreitet. Dem Letzteren zufolge ist der fragliche Kern ziemlich kugelförmig gestaltet bei der Maus und dem Kaninchen, während beim Hund, bei der Katze und noch mehr bei den Huftthieren eher eine platte Verdickung der betreffenden Rindenschicht des Lobus hippocampi zu finden ist (a. a. O., pag. 410).

Die Verwicklung der hinteren ventralen Beziehungen der Taenia semicircularis wird noch durch den Umstand erhöht, dass in Betreff der Frage, was eigentlich unter dem Mandelkerne zu verstehen sei,

noch keine Übereinstimmung herrscht. So betrachtet HONEGGER gerade die erwähnte Zellenanhäufung im Lobus hippocampi bei den Säugethieren als den homologen Theil des Mandelkerns beim Menschen und bei den Affen, während GANSER etwas ganz Anderes darunter versteht. Als Mandelkern beschreibt derselbe einen grauen Herd von der Gestalt einer dreieckigen Pyramide, deren Spitze nach vorn gerichtet, deren Basis dem Unterhorne (des Seitenventrikels) zugekehrt ist. Die obere Fläche dieses Herdes stößt an den Linsenkern an; die untere verschmilzt mit der Rinde des Lobus pyriformis, während die laterale Fläche von der genannten Rinde durch eine weiße Markschiebt getrennt ist. Nun wird aber der GANSER'sche Mandelkern, wie schon erwähnt, als ein Theil des Linsenkerns angesehen (v. KÖLLIKER, HONEGGER). Auch die neueren Angaben von HONEGGER und von v. KÖLLIKER sind nicht übereinstimmend betreffs der Lage des Mandelkerns bei den Säugethieren, denn die graue Substanz an der Spitze des Unterhorns (homologer Theil des Mandelkerns nach v. KÖLLIKER) kommt doch, allem Anscheine nach, mehr nach hinten zu liegen, als die etwas weiter oben erwähnte Zellenanhäufung im Lobus hippocampi von HONEGGER; man findet übrigens in der Untersuchung desselben keine erläuternde Zeichnung in Bezug auf diese Frage. Erwähnen wir noch, dass nach MEYNERT der Mandelkern aus der Vormauer (Clastrum) herauswächst und ist die Kontinuität dieses Kerns mit der Rinde des Hackens nur eine täuschende (a. a. O., pag. 711). Auch nach HUGUENIN ist dieser Kern an der Spitze des Schläfenlappens, in der Tiefe unter dem Grau der Hackenwindung, gelegen (a. a. O., pag. 89).

Es ergibt sich aus den angeführten neueren Untersuchungen, dass die hinteren ventralen Beziehungen der Taenia semicircularis zu der Hirnrinde noch wenig eingehend bekannt sind, zum Theil auch widersprechend ausfallen; dass ferner bei der Entscheidung dieser Frage auch noch den aus einander gehenden Deutungen des Mandelkerns Rechnung getragen werden muss. Die angeführten Streitpunkte werden nach der Beschreibung eigener Befunde weiter unten berücksichtigt werden.

Eigene Befunde.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf das Gehirn des Igels, der weißen Ratte und des Meerschweinchens. Von dem ersteren habe ich sowohl Quer- als auch Horizontalschnitte, von den

anderen Querschnitte schon seit Jahren angefertigt. Die Horizontalschnitte haben sich behufs der Verfolgung des Laufes des Sphenoidaltheiles der *Taenia semicircularis* besonders günstig erwiesen. Obwohl die hierher gehörenden Zeichnungen ebenfalls schon seit längerer Zeit angefertigt wurden, komme ich erst jetzt dazu, die Befunde, in so weit sie sich auf die topographisch-anatomischen Verhältnisse beziehen, hier mitzutheilen. Die feineren histologischen Verhältnisse sollen hier ganz außer Spiel gelassen werden, weil die angewandten älteren Untersuchungsmethoden für das Studium der fraglichen Verhältnisse nicht geeignet sind. Im Gegentheil konnte ich mit voller Sicherheit die Beziehungen eines Bündels der *Taenia semicircularis* zu einem recht hübsch umgrenzten Kerne, der in der Gegend zwischen dem hinteren und dem vorderen Theile des Lobus pyriformis sich vorfindet, erkennen; ferner noch den Lauf des fraglichen Bündels bis in die vollständig konstituirte *Taenia* verfolgen, wie es die beigegebenen Skizzen veranschaulichen sollen. Dieselben sollen um so mehr angemessen sein, als auch in der neueren Untersuchung von HONEGGER die einigen diese Frage berührenden Angaben bildlich nicht veranschaulicht sind.

Wie bekannt, wird an der unteren Fläche des Gehirns bei vielen Säugethieren ein Lobus pyriformis beschrieben, an welchem man einen vorderen Theil, Tuber olfactorium, auch Lobus olfactorius genannt, und einen hinteren größeren mit der Benennung Lobus hippocampi bezeichneten Theil unterscheidet. Die genannten zwei Abtheilungen des Lobus pyriformis sind sehr deutlich am Igelhirne ausgeprägt (Fig. 1). Fast unmittelbar nach hinten von dem mächtigen Bulbus olfactorius, von demselben durch eine Furche getrennt, sieht man eine beinahe rundliche, wulstähnliche Erhabenheit (*T.ol*), von dem Lobus hippocampi (*L.H*) durch einen flacheren Theil getrennt. Eine tiefere und gut umgrenzte SYLVI'sche Furche existirt eigentlich nicht, doch entspricht sie der vorderen Grenze des fraglichen Zwischentheiles, weil die SYLVI'sche Arterie an dieser Stelle verläuft. Nach innen zu entspricht derjenige Theil der in Rede stehenden Region, welcher durch das Chiasma, den Sehnerv und den Tractus opticus umgrenzt ist, der Substantia perforata anterior. Am Lobus hippocampi selbst sieht man eine wenig tiefe Furche (*s*), die denselben in eine kleinere innere (mediale) und eine bedeutend größere äußere (laterale) Region theilt. Die erwähnten zwei Theile am Lobus pyriformis sind auch am Rattenhirne deutlich zu erkennen. Die vordere wulstförmige Erhabenheit (Tuber olfactorium) ist bedeutend

kleiner als beim Igel; sie hat außerdem eine viel mehr eiförmige als runde Gestalt und ist von dem Lobus hippocampi nur durch eine ganz schmale und oberflächlich liegende Furche, in der eine Arterie verläuft, getrennt. Im Vergleich mit den Verhältnissen am Igelhirne ist diese Furche etwas mehr nach hinten verschoben und entspricht etwa der Stelle, wo die Tractus optici von dem Chiasma abgehen. Nach vorn hin ist bei der Ratte, im Gegensatze zu den Verhältnissen am Igelhirne, der Bulbus olfactorius von dem Tuber olfactorium durch einen etwa dreieckigen Raum getrennt. Nach außen hin findet man die äußere Riechwurzel (*Tr.olf.lat.*), die sich mit bloßem Auge bis zu dem vorderen äußeren Rande des Lobus hippocampi verfolgen lässt.

Der weiter oben erwähnte, zu der Taenia semicircularis in Beziehung stehende Kern — nennen wir ihn kurzweg Sphenoidalkern der Taenia — kommt nun beim Igel, wie es sich an Horizontalschnitten erkennen lässt, im Bereiche der Übergangsgegend zwischen dem Tuber olfactorium und dem Lobus hippocampi zu liegen und entspricht nach außen hin der Stelle, wo die äußere Riechwurzel sich im Lobus hippocampi verliert (Fig. 1 und 2). Im Verhältnis zu der SYLV'schen Arterie ist die fragliche Rindengegend nach hinten gelegen. Sehen wir die topographischen Beziehungen dieses Kerns beim Igel näher an.

Der Kern stößt allerdings an die Hirnrinde an, bildet aber eine abgesonderte graue Masse, die in die Tiefe dringt und bald von Marksubstanz ringsum umgeben ist. Die Beziehungen zu der Rinde lassen sich natürlich am besten an Querschnitten erkennen, an welchen Schnitten die fragliche Rindengegend als ventralwärts vorspringend erscheint. Wenn weiter oben von einer Abflachung die Rede war, so geschah dies im Vergleich mit den Vorsprüngen, die von dem Tuber olfactorium einerseits, dem Lobus hippocampi andererseits gebildet werden. Zwei Theile können an dem fraglichen Kerne unterschieden werden: ein ventraler an die Rinde anstoßender, von vorwiegend grauer Substanz gebildeter Theil, und ein dorsaler, den ersteren kappenartig umgebender und von weißer Substanz gebildeter Theil. Wie weiter unten gezeigt wird, steht diese Markschicht in kontinuierlichem Zusammenhange mit dem Sphenoidalkern der Taenia semicircularis. Von den übrigen topographischen Verhältnissen ist zu erwähnen, dass eine Strecke weit dorsalwärts von diesem Sphenoidalkerne die untersten Abtheilungen des Streifenhügels (oder die mit demselben zusammenhängenden Gebilde) zu

liegen kommen; während eine kleine Strecke nach innen zahlreiche, aber feine Nervenfaserbündelchen auftreten, die weiter nach hinten (also caudalwärts), oberhalb des Tractus opticus, in das Tuber cinereum ziehen. Zu erwähnen ist noch, um irgend eine Verwechslung zu vermeiden, dass etwas schief nach außen und dorsalwärts von dem Sphenoidalkerne der *Taenia* ein abgesondertes kleines Inselchen grauer Substanz in der Nähe des Streifenhügels auf den Querschnitten, die die Gegend des Chiasma treffen, zu sehen ist. Den beschriebenen topographischen Verhältnissen gemäß wird der in Rede stehende Sphenoidalkern mit Sicherheit aufgefunden werden können.

Recht gut lässt sich dieser Kern auch an Horizontalschnitten verfolgen, obwohl natürlich dieselben für das Studium der Beziehungen zu der Rinde nicht geeignet sind. Der Kern hat etwa 1,5—2 mm im Durchmesser an der Stelle seiner größten Entwicklung, die er etwas mehr in die Tiefe erreicht. Obwohl er sich von der umgebenden Marksubstanz gut abhebt, ist er dennoch von durchtretenden Faserzügen mehr oder weniger aus einander gesprengt. Man erkennt solche Nervenfaserbündel sowohl an der äußeren, als der inneren, auch vorderen Kerngrenze; es entsteht hierdurch eine vielmehr buckelige Gestaltung der Kernumrandung an Horizontalschnitten (vgl. Fig. 2). Etwa 2 mm in die Tiefe schwindet die graue Substanz des Kerns und ein kompakteres Bündel, dessen Durchschnittsdurchmesser aber namhaft kleiner ist als derjenige des Kerns, hebt sich von der umgebenden Hirnsubstanz ab.

In ganz ähnlicher Lage finden wir den Sphenoidalkern der *Taenia semicircularis* auch bei der weißen Ratte an Querschnitten, die durch die Gegend des Chiasma der Sehnerven geführt sind. Ventralwärts und nach innen von dem Streifenhügel (beziehentlich von dem mit demselben im Zusammenhange stehenden grauen Herde von fraglicher Deutung, wovon noch weiter unten die Rede sein wird), am vorderen Ende des Lobus hippocampi, ganz nahe unter der Rindenoberfläche, die wulstförmig vorspringt, findet man den etwa rundlich-ovalen Kern (von etwa 0,75 mm Breite), der sammt der dorsalwärts anliegenden Markschicht etwa zuckerhutförmig aussieht. In analoger Weise treten nach innen von dem Kerne, an der äußeren Grenze des Tuber cinereum, zahlreiche Inselchen markhaltiger, aber feinfaseriger Nervenbündelchen auf, die sich von der Faserung der inneren Kapsel deutlich abheben (Fig. 5).

An Querschnitten des Gehirns vom Meerschweinchen findet man den fraglichen Kern etwas mehr nach vorn (cerebralwärts)

gelegen als beim Igel und bei der weißen Ratte, und zwar etwas nach vorn von dem Chiasma, wenn der Querschnitt der äußeren Riechwurzel nach außen und ventralwärts von dem Kerne noch recht deutlich zu sehen ist. Er ist in seitlicher Richtung noch mehr abgeplattet als bei der Ratte, von länglich-ovaler Gestaltung; die große Achse ist in diesem Falle vertikal gerichtet. Der Kern ist bei dieser Species bedeutend kleiner als beim Igel und sogar noch weniger entwickelt als bei der weißen Ratte.

Es genügen diese Angaben in Bezug auf die topographische Lage des Sphenoidalkerns der *Taenia semicircularis* bei den drei erwähnten Thierarten. Verfolgen wir nun den Lauf des mit demselben in Beziehung stehenden Bündels der *Taenia*, und zwar zuerst an Querschnitten des Gehirns.

Das in Rede stehende Bündel verschiebt sich an den nach hinten folgenden Schnitten immer mehr dorsalwärts, durchbricht die hintere, ventrale und innere Abtheilung des Streifenhügels, indem es sich immer mehr der ventralen hinteren Fläche der inneren Kapsel nähert. Bei der Ratte richtet sich das Bündel in seinem schief nach hinten und dorsalwärts aufsteigendem Laufe noch ein wenig nach außen, was beim Igel aber nicht ausgesprochen ist. Das Bündel erscheint endlich an Querschnitten des Gehirns als ein länglicher, in etwas schief-vertikaler Richtung ziehender Streifen in der innersten Abtheilung des Streifenhügels (des Linsenkerns), ganz in der Nähe der inneren Kapsel (Fig. 6). Der Tractus opticus kommt ebenfalls ganz in der Nähe, nach innen unten zu liegen. Die Umbiegung und der Übergang dieses Bündels in die *Taenia semicircularis*, wobei es über die innere Kapsel emporsteigt, lassen sich nun aber an Querschnitten (und nur solche habe ich vom Gehirne der Ratte und des Meerschweinchens angefertigt) weit weniger sicher verfolgen als an Horizontalschnitten, weil in dieser Gegend noch andere, ganz dicht daneben ziehende Faserzüge schief oder tangentiell an Querschnitten getroffen werden, von dem Fasergewirr der inneren Kapsel ganz abgesehen. Es wird hierdurch das Auseinanderhalten des fraglichen dünnen Bündels sehr erschwert. Der erwähnte Übergang in die *Taenia* findet unmittelbar nach vorn von der Ebene, wo die Höhlung des Unterhorns an Querschnitten sich zeigt, statt.

Wenden wir uns nun zu den Verhältnissen, die sich an Horizontalschnitten durch das Igelhirn wahrnehmen lassen. An solchen Schnitten treten mehrere Einzelheiten betreffs der topographischen Lage des fraglichen Bündels im Streifenhügel (resp. im Linsenkern),

sowie betreffs seiner Lage zum Unterhorn weit anschaulicher zu Tage.

Wie gesagt, zieht das Sphenoidalbündel der *Taenia* durch die hintere innere Abtheilung des Streifenkörpers hindurch. In den ventralwärts gerichteten Ebenen erkennt man nun an Horizontalschnitten durch diesen Körper folgende Abschnitte (vgl. die Fig. 3): a) Nach hinten innen einen an die innere Kapsel angrenzenden Herd von etwa viereckig abgerundeter Gestalt; in diesem Abschnitte verläuft das fragliche Sphenoidalbündel. b) Nach hinten außen liegt ein anderer grauer Herd von etwa dreieckig abgerundetem Durchschnitte, und von dem zuerst genannten durch ein schmales Markblatt getrennt; lateralwärts reicht dieser Herd bis an die äußere Kapsel heran. An der vorderen und seitlichen Grenze dieser grauen Massen zieht der sogenannte Temporaltheil der vorderen Hirnkommissur vorbei. Ventralwärts dringen diese Kerne in die Markschicht des Lobus hippocampi ein. Nach hinten (caudalwärts) und ein wenig nach innen sind die beiden grauen Herde dem Unterhorne zugekehrt und sind an dessen vorderen (oder vorderen äußeren) Wandung gelegen. Zwischen dem äußeren Herde und der Höhlung des Unterhorns schiebt sich eine Markschicht ein, die dorsalwärts an Ausdehnung zunimmt. Der Faserzug biegt sich um den äußeren Rand des Unterhorns und zieht nach außen hinten, indem er an Dicke zunimmt. Zu betonen ist noch ferner, dass der genannte äußere hintere Herd eben so nach hinten zu als auch ventralwärts weiter reicht als der innere. c) Schief nach vorn und innen folgt der vordere ventrale Abschnitt des Streifenhügels, der von zahlreichen zu der inneren Kapsel gehörenden Bündelchen durchzogen wird. In den mehr ventralwärts fallenden Ebenen (z. B. in Fig. 3) ist dieser Abschnitt von den vorigen gänzlich getrennt; die Verschmelzung dieses Abschnittes mit dem hinteren inneren findet weiter dorsalwärts statt.

Was nun die Deutung der sub a und b geschilderten grauen Kerne anbelangt, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass der innere hintere Kern dem Streifenhügel resp. dem Linsenkerne angehört. Bezüglich des hinteren äußeren Kerns hingegen ist die Deutung nicht so evident. Allem Anscheine nach wurde gerade dieses Ganglion als Mandelkern beim Maulwurfe von GANSER gedeutet. HONEGGER, der die Beschreibung von GANSER wiedergiebt, fügt noch Folgendes hinzu: »Nach außen gegen die Rinde ist es also das von GANSER als Mandelkern gedeutete Ganglion) durch eine gut entwickelte Marklamelle, welche durch den Eintritt der

Fasern der Pars temporalis der vorderen Kommissur in dieselbe als Capsula externa charakterisirt ist, abgegrenzt« (a. a. O., pag. 410). Nun deutet aber HONEGGER dieses Ganglion, wie schon in den einleitenden Bemerkungen hervorgehoben wurde, als einen Theil des Linsenkerns. Zu demselben Schlusse kommt auch v. KÖLLIKER (zu vergleichen insbesondere die auf das Kaninchenhirn sich beziehenden Fig. 716 und 717 seines Handbuches). Verfolgt man an Horizontalschnitten immer mehr dorsalwärts den inneren sub a erwähnten Kern, so lässt sich die Verschmelzung desselben mit dem übrigen Theile des Streifenhügels mit voller Sicherheit erkennen, sobald die Faserzüge des Temporalantheils der vorderen Kommissur schwinden; auch dringen in diesen grauen Herd Nervenfaserbündel aus der inneren Kapsel ein. Das äußere Ganglion hingegen bleibt immer noch gut umgrenzt und durch ein feines Markblatt von dem vorigen getrennt; es hebt sich außerdem noch durch seine kompaktere Beschaffenheit hervor, und dieselbe behält es bis an seine obere Grenze. Noch deutlicher bleibt dieses Ganglion von der Vormauerformation durch die äußere Kapsel getrennt. Die Angabe von GANSER, dem zufolge dieser Herd ventralwärts mit der Rinde des Lobus pyramidalis beim Maulwurfs verschmelzen sollte, lässt sich aber sowohl beim Igel als bei der weißen Ratte und beim Meerschweinchen nicht bestätigen; von der Rinde bleibt dieser Herd durch eine ansehnliche Markschiebt getrennt. Es bleibt somit die Deutung dieses Ganglions noch mehr oder weniger fraglich. Zu betonen ist noch der Umstand, dass die Entwicklung desselben beim Igel einerseits, bei der weißen Ratte und beim Meerschweinchen andererseits einen bedeutenden Unterschied aufweist.

Kehren wir zurück nun zu dem Sphenoidalbündel der Taenia semicircularis, in der Ebene liegend, wo wir es verlassen haben, d. i. mitten in dem hinteren inneren und ventralen Abschnitte des Linsenkerns (Fig. 3). Es ist gut umgrenzt und von nahezu rundlichem Querschnitte. Je mehr dorsalwärts, desto mehr nach innen finden wir das Bündel verschoben; es kommt aber außerdem noch immer näher zu der Höhlung des Unterhorns zu liegen, und namentlich an dem inneren Winkel seiner vorderen Wandung. In den Ebenen, die auf die dorsalen Abtheilungen der vorderen Kommissur sich beziehen, finden wir dieses Bündel ganz bei dem inneren Winkel des Unterhorns, zwischen demselben, der inneren Kapsel und der Faserung des Tractus opticus (Fig. 4), und diese Lage behält es auch noch weiter dorsalwärts bis zur Verschmelzung mit der Taenia

semicircularis. Dementsprechend wird auch der Durchschnitt des Bündels immer länglicher, und endlich erscheint der fragliche Faserzug als tangentiell getroffen und kann nunmehr von der *Taenia* nicht unterschieden werden. Der bogenförmige Verlauf dieser Faserung über die innere Kapsel und in der Richtung nach der vorderen Kommissur lässt sich in recht anschaulicher Weise an Horizontalschnitten erkennen.

Was nun den ferneren Verlauf der *Taenia semicircularis* nach vorn hin (cerebrälwärts) anbelangt, so lässt sich dieselbe bis in die hintere Abtheilung der vorderen Kommissur verfolgen. Um den Übergang in die Kommissur auf Horizontalschnitten zu erkennen, muss man natürlicherweise zu mehr ventralwärts gerichteten Ebenen zurückkehren, weil ja der konvexe Theil dieses Faserzuges höher dorsalwärts zu liegen kommt als seine Endstücke. Nun mögen noch die Beziehungen zu der vorderen Kommissur näher ins Auge gefasst werden.

An Horizontalschnitten des Igelhirns lassen sich an dieser Kommissur drei deutlich ausgeprägte Theile unterscheiden: a) ein vorderer, besonders mächtiger Theil; b) ein mittlerer, etwa um die Hälfte schmalerer, und c) ein hinterer noch dünnerer Theil (Fig. 4). Der vordere Theil durchbricht den Streifenhügel und zieht in den Lobus olfactorius. Der mittlere zweigt sich unmittelbar nach hinten von dem Riechantheil; zieht nach außen, hinten und unten (ventralwärts) durch den Streifenhügel und mengt sich der Faserung der äußeren Kapsel bei, indem er die weiter oben geschilderten Abtheilungen des Corpus striatum abgrenzt. Es ist dies der sogenannte Temporalantheil der vorderen Kommissur. Die Verbindungen dieses Faserzuges mit dem Temporallappen werden aber in letzterer Zeit in Abrede gestellt. Den neueren Schilderungen gemäß soll das Bündel in den Sphenoidallappen (und namentlich in die hintere Abtheilung des Lobus pyriformis) oder in den Lobus hippocampi ziehen (vgl. bei v. KÖLLIKER, a. a. O., Bd. II, pag. 730, bei BECHTEREW. Leitungsbahnen, pag. 565). Der hintere, dünnste Theil zieht in die *Taenia semicircularis*. Die Abzweigung dieses Theiles der vorderen Kommissur gelangt zur Anschauung (an Horizontalschnitten), wenn der vorige schon im Schwinden begriffen ist, während der Riechantheil der Kommissur sich im Gegenteil noch in einer Reihe von Schnitten weiter dorsalwärts verfolgen lässt.

Die so eben gegebene Zusammenfassung in Betreff der Verzweigungen der vorderen Kommissur war nothwendig, nicht nur um

die Beziehungen der *Taenia semicircularis* zu der genannten Kommissur genauer angeben zu können, sondern auch um noch zu den neueren Angaben über dieses Thema Stellung zu nehmen.

In der Untersuchung von GANSER ist von der fraglichen Abzweigung nach der *Taenia* hin gar keine Rede. GANSER kennt an der vorderen Kommissur nur zwei Hörner, das vordere und das hintere. Was das letztere anbelangt, und nur dieses kommt ja hier in Betracht, so liest man in dessen Untersuchung wie folgt: »Das Hinterhorn (der vorderen Kommissur) zieht lateralwärts durch den Linsenkern, giebt auf diesem Wege noch einzelne kompakte Bündel nach vorn an den Lobus pyriformis und gelangt endlich in die äußere Kapsel gerade da, wo die dorsale Kante des Mandelkerns am Linsenkern anliegt. Bevor das hintere Horn in die äußere Kapsel gelangt, biegt sich ein Theil seiner Fasern nach hinten und strahlt in den Mandelkern ein« (a. a. O., pag. 653—654). Das Hinterhorn der Kommissur zieht also lateralwärts durch den Linsenkern; dass aber ein Theil der Kommissur sich direkt in die *Taenia semicircularis* biegt, hat GANSER augenscheinlich nicht gesehen. Auch in der Beschreibung, die sich auf die vordere Endigung der *Taenia* bezieht, ist von dem direkten Übergang derselben (oder eines Theiles derselben) in die vordere Kommissur keine Rede (vergleiche pag. 666—667 der fraglichen Untersuchung); während von Faserzügen aus der *Taenia*, die in der Gegend der Kommissur theils in das Septum pellucidum, theils in das Grau des dritten Ventrikels ziehen, oder die sich von Faserzügen aus dem Septum pellucidum in die Rinde am Kopf des Streifenhügels begeben, berichtet wird.

Was nun die Angaben im Handbuche von v. KÖLLIKER anbelangt, so ist wohl in demselben der Abzweigung der vorderen Kommissur nach der *Stria cornea* hin Erwähnung gethan; es soll aber dieser Schilderung gemäß die fragliche Abzweigung von dem »dorsalsten und vordersten« Theile der Kommissur abgehen (a. a. O., pag. 624 und 730, Fig. 715). Wie nun oben beschrieben wurde, ist beim Igel ganz etwas Anderes zu sehen, und doch sind Horizontalschnitte weit besser als Querschnitte geeignet, um die fraglichen Verhältnisse darzulegen. Die in der Fig. 715 des citirten Handbuches veranschaulichten Faserzüge (mit den Buchstaben *Str* bezeichnet) beziehen sich, allem Anscheine nach, auf Fasern anderen Ursprungs und können allerdings mit der hier geschilderten Abzweigung der vorderen Kommissur nicht verwechselt werden. Es steht, wie gesagt, die *Taenia semicircularis* beim Igel in direktem

Zusammenhänge nicht mit dem vordersten, sondern mit dem hintersten Theile der vorderen Kommissur.

Ferner ist noch von den Beziehungen der *Taenia* zu dem Mittelstücke der vorderen Kommissur bei der Maus und der Katze in der neueren Untersuchung von HONEGGER berichtet. Dieser Theil der *Taenia semicircularis* soll in diejenige auf der anderen Seite übergehen (a. a. O., pag. 422—423). Die zuletzt erwähnte Angabe, sowie diejenigen in Betreff der ferneren Beziehungen der *Taenia* lassen sich leider an meinen Präparaten bei den angewandten Untersuchungsmethoden mit Sicherheit nicht kontrolliren.

Zusammenfassung.

Durch die geschilderten Befunde ist es dargethan, dass ein Theil der *Taenia semicircularis* ohne Unterbrechung bis zu einem Kerne, der beim Igel, bei der weißen Ratte und dem Meerschweinchen an der vorderen Grenze des Lobus hippocampi, an der Übergangsstelle zwischen demselben und dem Tuber olfactorium gelegen ist, sich verfolgen lässt. Zwar stößt dieser Kern, den man als den Sphenoidalkern der *Taenia* bezeichnen könnte, an die Rinde an; doch bildet derselbe einen recht gut umgrenzten und weit mehr in die Tiefe dringenden Herd als die eigentliche Rinde. Von den genannten drei Thierarten ist dieser Kern besonders mächtig beim Igel, am schwächsten beim Meerschweinchen entwickelt. Möglicherweise entspricht dieser Kern dem mit den Buchstaben *t.o.l.k* bezeichneten und beim Maulwurfe von GANSER gesehenen Kerne; doch, wie schon in den einleitenden Bemerkungen hervorgehoben wurde, hat GANSER diesen Kern mit der lateralen Riechwurzel in Verbindung gebracht. Die Beziehungen desselben zu der *Taenia semicircularis* sind ihm hingegen vollständig entgangen, wie es sich sowohl aus seiner Schilderung als auch aus seinen Figuren ergibt. Trotz einer flüchtigen, in der Fornix-Untersuchung von HONEGGER sich findenden Angabe, dass ein Bündel der *Taenia semicircularis* in den GANSER'schen Kern *t.o.l.k* gelangt, hat dennoch der Rindenursprung eines Theiles der *Taenia* eine nähere Berücksichtigung, und namentlich in dem neueren Handbuche von v. KÖLLIKER, nicht gefunden. Zwar ist in diesem Werke, wie schon hervorgehoben, einem Theile der Stria terminalis, der in der tiefsten Region des Lobus pyriformis auftritt, Erwähnung gethan, von den Beziehungen aber dieses Bündels

zu einem gut umgrenzten, bis an die Rinde reichenden Kern ist nichts zu finden.

Ferner konnte der Verlauf des fraglichen Bündels von dem genannten Kerne an durch den Linsenkern hindurch und bis zu dem Übergang in die Taenia semicircularis genau eruiert werden.

Auch in Hinsicht auf die oben citirten, noch ziemlich schroff sich entgegenstehenden Angaben über die direkten Beziehungen der Taenia semicircularis zu der vorderen Kommissur konnten wenigstens beim Igel an Horizontalschnitten des Gehirns einige Anhaltspunkte, und namentlich in Betreff des Überganges der Taenia nicht in den vordersten, sondern in den hintersten Theil der genannten Kommissur, festgestellt werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

- Fig. 1. Gehirn des Igels, von unten her gesehen. *L.ol* Riechlappen; *T.ol* Tuber olfactorium; *Syl* Furche, die der SYLVI'schen Furche entspricht; *L.H* Lobus hippocampi; *K.t.s* Stelle, wo unmittelbar unter der Rinde der im Text beschriebene Sphenoidalkern der Taenia semicircularis gelegen ist; *S* Furche an der inneren Abtheilung des Lobus hippocampi.
- Fig. 2. Lage des genannten Sphenoidalkerns und des mit demselben in Verbindung stehenden Bündels auf einem Horizontalschnitte durch das Igelhirn in der Nähe seiner ventralen Fläche. Etwa vierfache Vergrößerung. *T.ol* wie oben; *Tr.ol.l* laterale Riechwurzel; *L.H* wie oben; *K.t.s* Schnitt durch den Sphenoidalkern sammt dem mit demselben in Verbindung stehenden Bündel aus der Taenia semicircularis.
- Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Gehirn, aber mehr nach oben hin (dorsalwärts) Dieselbe Vergrößerung. *N.c* vorderer Abschnitt des Streifenhügels; *N.l* hinterer ventraler Abschnitt desselben, an dem die zwei im Texte näher geschilderten Theile ersichtlich sind; der äußere hintere Theil wurde auch als Mandelkern gedeutet. *t.Ca* der sogenannte Temporaltheil der vorderen Kommissur; *B.t.s* das fragliche Bündel aus der Taenia semicircularis in dem inneren hinteren Abschnitte des Linsenkerns; *T.op* Tractus opticus; *U.H* Unterhorn des seitlichen Ventrikels; nach außen wie nach innen von der hinteren Spitze desselben eine Schicht weißer Substanz. Die innere Schicht stammt aus dem Alveus; die äußere noch dickere Schicht grenzt an das Ganglion an dem hinteren ventralen Theile des Streifenhügels. *C.A* Ammonshorn; *C.m* zu dem Corpus mammillare gehörendes Ganglion; an der inneren (theilweise auch vorderen) Seite desselben die in das VICQ D'AZYR'sche Bündel.

ziehende Faserung (*a.F*); *i.K* Faserung aus der inneren Kapsel; *B.ol* Bulbus olfactorius; *M* Markschrift desselben; *Tr.ol.l* wie oben.

- Fig. 4. Horizontalschnitt durch dasselbe Gehirn, durch das Mittelstück der vorderen Commissur. *N.c* und *N.l* geschwänzter Kern und Linsenkern; an der hintersten äußeren Region des letzteren sieht man einen mehr abgesonderten Theil (*h*), der die dorsale Verlängerung des großen und mit denselben Buchstaben wie in Fig. 3 bezeichneten grauen Herdes darstellt; *B.t.s* Bündel aus der Taenia semicircularis, an der inneren hinteren Grenze des Linsenkerns; *a.K* äußere Kapsel; *C.a* vordere Commissur und die drei von derselben abgehenden Zweige: *v.C.a*, *t.C.a* und *s.C.a*; der letztere Zweig geht an etwas mehr dorsalwärts gelegenen Ebenen direkt in die Taenia semicircularis über; *C.f* die vorderen Fornixschenkel; *s.Th* Faserung, die zu der Stria medullaris thalami in Beziehung steht. Die übrigen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. *V* Ventrikel des Riechlappens. Die Vergrößerung ist etwas kleiner gewählt worden als in der vorigen Figur.

- Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch das Gehirn der weißen Ratte, bei etwa vierfacher Vergrößerung. *K.t.s* Kern des Sphenoidalbündels der Taenia semicircularis; an der dorsalen Fläche desselben eine kappenförmig gestaltete Markschrift; *F.t.c* feine Faserbündel, die in das Tuber cinereum ziehen; *Ch* Gegend des Chiasma der Sehnerven; *Vor* längliche Schicht grauer Substanz lateralwärts von der äußeren Kapsel (Vormauerformation); *C.A* Ammonshorn und Fimbria (*Fi*); *St.med* Striae medullares der Sehhügel; *Vq.B* Vicq d'Azyr'sches Bündel. Die übrigen Bezeichnungen wie oben.

- Fig. 6. Aus einem Querschnitte durch dasselbe Gehirn, mehr nach hinten (caudalwärts). Dieselbe Vergrößerung. *B.t.s* das Sphenoidalbündel der Taenia semicircularis in der inneren Abtheilung des Linsenkerns; der in der vorigen Figur dargestellte Kern ist nicht mehr zu sehen; *Tr.op* Tractus opticus. Die übrigen Theile und Bezeichnungen wie oben.

Die äusseren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung.

Von

Georg Ruge,

Direktor der anatomischen Anstalt in Zürich.

III. Die Leber der platyrrhinen Westaffen.

Mit 17 Figuren im Text.

1. Übersicht über Gestalt, Lappung, Impressio oesophagea, Ligamentum coronarium.

Die Organe von zwei Arten, von *Cebus capucinus* und von *Ateles ater* sind in den Kreis dieser Untersuchungen gezogen worden. Fünf *Cebus*- und zwei *Ateles*-Lebern bilden den Stoff für die folgenden Besprechungen. Der Erhaltungszustand der Organe war tadellos. Die Lebern aller Individuen wichen in den Formen von einander ab. Die individuellen Schwankungen erwiesen sich nicht gerade als ganz unerheblich; aber sie traten doch nie aus dem Rahmen einer gemeinsamen Grundform heraus, welche auch für die Leber der Platyrrhinen erkennbar wurde. Diese Grundform giebt sich erstens in den Flächen kund, welche dem Gesammtorgane zukommen, zweitens aber in den gelappten Abschnitten, welche die Leber aller Säugethiere ursprünglich besitzt. Die Flächen der Platyrrhinenleber befinden sich in strengster Abhängigkeit von der Einlagerung des Organs in die Kuppel des Zwerchfells, von der Anlagerung an die ventrale, dorsale und die lateralen Wandungen der Bauchhöhle, sowie von den Eindrücken, welche die Nachbarorgane von unten her ausüben. Unter den letzteren gewinnen stets Bedeutung: die rechte Niere und Nebenniere, der Magen, das Duodenum und Theile der Darmschlingen (Colon).

Das Ergebnis der die Leber der Westaffen gestaltenden Kräfte ist eine äußere Gestalt, welche sich sehr erheblich von derjenigen der Halbaffenleber unterscheidet. Die Glockenform, wie sie das Organ von *Nycticebus* besitzt, kehrt bei *Platyrrhinen* nicht wieder. Die bei Halbaffen bestehenden, beckenwärts stark ausgedehnten Abschnitte der Leber werden bei den Westaffen vermisst oder doch nur andeutungsweise angetroffen. Die Leber hat sich gleichmäßiger in die Quere, in dorso-ventraler und in senkrechter Richtung entfaltet. Das Organ gleicht mehr einer flachen Schale, deren ausgehöhlte Fläche caudalwärts sieht. Diese untere hintere oder intestinale Fläche der Cebuslebern ist auf den Figg. 7, 9, 11, 12 und 14 je dargestellt. Hier erkennt man die geringe Höhlung im Verhältnisse zur entsprechenden Fläche der Prosimierleber, ferner das Verhältnis der größten Breite zum größten dorso-ventralen Durchmesser. Diese Durchmesser verhalten sich zu einander etwa wie 3:2. Am Organ der Fig. 11 ist der dorso-ventrale Durchmesser indessen auf Kosten des queren vergrößert. Das Verhältnis beider zu einander ist 6:5. Ein Überwiegen des Querdurchmessers wird auch an Organen einiger Prosimier, z. B. bei *Lemur mongoz* und bei *Chiromys* wahrgenommen. Bei *Nycticebus*, *Lemur nigrifrons*, *Tarsius* kommen beide Durchmesser aber einander gleich, oder der dorso-ventrale Durchmesser übertrifft gar den transversalen (*Tarsius* juv. Fig. 21). Letzterer Zustand dürfte der ursprünglichere sein, da die Organe von *Chiromys* und *Lemur mongoz* sich in vielfacher Beziehung als abgeändert erwiesen haben, die Leber von *Nycticebus*, *Tarsius* hingegen indifferentere Verhältnisse darbietet. Das Überwiegen der Querausdehnung gegenüber dem sagittalen Durchmesser der Leber bei *Cebus* bringt, wie ich meine, eine abgeänderte Form zum Ausdrucke. Die Thatsache, dass Ähnliches auch bei einigen abgeänderten Organen von Halbaffen gefunden wird, kann nur für die besagte Annahme herangezogen werden.

Die beiden Lebern von *Ateles* sind sehr verschiedenartig. Die betreffenden Durchmesser sind am Organe der Fig. 16 nahezu gleich, an demjenigen der Fig. 17 verhalten sie sich etwa wie 3:2; denn die Breite beträgt hier 9,5 cm, der dorso-ventrale Durchmesser aber 6 cm. Es liegen hier also Anschlüsse sowohl an die niederen Zustände bei Prosimiern als auch an die höheren Ausbildungsgrade bei diesen und bei *Cebus* vor. Die Höhe des Organs misst rechts 5 cm, links nur 3 cm. Das Verhältnis zur Breite wechselt also zwischen 1:2 und 1:3. Die stattgefundene Breitenausdehnung

der Leber kommt bei der Dorsalansicht deutlich zum Ausdruck (Fig. 4).

Wohl ist das Material zu gering, als dass es irgendwie Abschlussbringendes über die in Maßen angegebenen Größenverhältnisse enthält; aber es ist immerhin beachtungswerth, da an ihm eine Erscheinung abgelesen werden kann, welche durch den Vergleich der Organe auch für die gesammte Primatenreihe zum Ausdrucke kommt. Das ist die allmähliche Zunahme des Querdurchmessers der Leber auf Kosten deren dorso-ventraler Ausdehnung.

Die Höhenausdehnung an der Leber der Platyrrhinen ist ventral, dorsal und lateral eine ziemlich gleichmäßige. Darin besteht aber ein großer Unterschied zwischen den Organen der Westaffen und denen der Halbaffen. Er äußert sich am besten beim Vergleiche der bildlichen Darstellungen von der ventralen Seite her. Eingekebt, links oder rechts herabhängend, stark gewölbt gegen das Zwerchfell, stellt sich die Prosimierleber dar. Das Organ der Platyrrhinen gleicht bei der Ventralansicht eher einem quergestellten breiten Bande. Das ist z. B. auf Fig. 6 der Fall, und Ähnliches ist auf Fig. 10 zu sehen. Hier ist der senkrechte Durchmesser der Seitentheile demjenigen durch die Mitte des Organs nahezu gleich. Wohl fällt die rechte Wandfläche weniger steil ab als die linke Fläche am gleichen Organe und wie beiderseits die Flächen auf der Fig. 6. Die Ventralansicht der Leber auf Fig. 10 bringt ebenfalls getreu zum Ausdruck, was für Fig. 6 hervorgehoben worden ist. Bei dorsaler Ansicht bietet sich etwa ein gleiches Verhalten dar (Fig. 8). An der von dorsal und oben dargestellten Leber der Fig. 13 tritt das Verhalten nicht gehörig hervor, da der Lobus caudatus nicht sichtbar wird, dieser aber zur rechtsseitigen Höhenausdehnung der Leber beiträgt.

Die an verschiedenen Stellen caudalwärts herabhängenden Fortsätze, welche sich an den Organen vieler Halbaffen vorfinden, haben sich bei der Leber der Platyrrhinen gewissermaßen zurückgezogen. Es wuchs die Höhenausdehnung der Leber, während die untere Fläche an Höhlung Einbuße erlitt. So ist das Gesammtorgan bei den Westaffen massiver geworden, als wie es bei den meisten Halbaffen angetroffen wird. Die Abschnitte der Leber fügen sich zu einem geschlossenen Ganzen enger zusammen. Das Gesammtorgan hat zugleich in seinem queren Durchmesser gegenüber dem sagittalen an Ausdehnung gewonnen.

Die Grundform der Platyrrhinenleber wird aber auch durch die

Größenzunahme der gelappten Abschnitte bedingt. Die Lappen treten in der gleichen Zahl wie bei der Prosimierleber auf. Sie haben sich auch hier eine große Selbständigkeit bewahrt. Dieselbe verrieth sich nicht allein in der scharfen gegenseitigen Absetzung, sondern auch in der Fähigkeit, kleinere und größere Fortsatzbildungen von sich aus, und zwar oft in ganz eigenartiger Weise, zu treiben.

Die Cebusleber ist in dieser Beziehung dem Organe von Ateles voraus; sie ist bildungsfähiger geblieben. Die Atelesleber erscheint eintöniger. Sie ist in allen Abschnitten mehr geglättet und dadurch in einem noch höheren Grade zu einer organischen Einheit umgewandelt. Die Cebusleber bleibt namentlich an ihrer Intestinalfläche äußerst mannigfaltig gestaltet und übertrifft hierin oftmals selbst das Organ der Prosimier. Die Darstellung der genaueren Zustände wird weiter unten berücksichtigt werden. Immerhin sei hier bereits hervorgehoben, dass die Fähigkeit zu neuen Formgestaltungen die Cebusleber enger an niedere Zustände angliedert, dass die abgeglättete Atelesleber hingegen eine größere Übereinstimmung mit der Leber der niederen Ostaffen zur Schau trägt, wenschon auch Besonderheiten an ihr sich auffinden lassen.

Individuelle Schwankungen sind an einigen Regionen der Cebusleber reichlich vertreten. Sie finden sich naturgemäß an der unteren Fläche, welche wegen der Unbeständigkeit der Nachbarschaft mehr zu Abweichungen hinneigt, als die dem Zwerchfelle und der dorso-latero-ventralen Bauchhöhlenwandung zugekehrten Flächen solches zeigen.

Nicht unerhebliche Schwankungen werden an der Platyrrhinenleber auch durch die wechselweise erfolgende verschiedene Ausbildung einzelner Lappen verursacht. Dies Wechselspiel ist allerdings gemäß der beständiger gewordenen äußeren Form der Leber weniger lebhaft als bei den Halbaffen. Die Spannweite für alle an der Cebusleber angetroffenen Abweichungen bleibt groß. Sie ist aber begrenzt.

Eine engere Wechselbeziehung besteht zwischen dem rechten Seitenlappen und dem Lobus descendens. Die Volumsentfaltung des einen beeinflusst diejenige des anderen Lappens.

Die an der Platyrrhinenleber regelmäßig wiederkehrenden Lappen sind:

- 1) der Stammlappen = Lobus centralis, mit seinen beiden Abschnitten,
- 2) der linke Seitenlappen = Lobus lateralis sinister,

- 3) der rechte Seitenlappen = Lobus lateralis dexter,
- 4) der dorsale Lappen = Lobus descendens (= Lobus venae cavae).

Bei anderen Abtheilungen der Westaffen ist gleichfalls die angegebene Lappung der Leber beobachtet worden. Unter den Schweifaffen ist die Leber von *Pithecia monacha* durch drei Einschnitte, welche von deren Vorderrande tief in das Organ eindringen, in vier Lappen zerlegt. In diesen kommt ein selbständiger SPIGEL'scher Lappen hinzu (W. H. FLOWER, Note on the anatomy of *Pithecia monachus* (Geoff.). Proceedings of the Zoological Society of London. Dec. 9. 1862. pag. 7).

Die Leber der Krallenaffen ist gelappt wie bei den anderen Westaffen. P. RATHKE (1896) hebt z. B. die scharfe Abtrennung der Seiten- vom Centrallappen hervor.

Der Stammlappen ist durch die Hauptlängsfurche in den rechten und den linken Stammlappentheil getrennt. Der Lobus centralis dexter trägt an seiner unteren Fläche den grubenförmigen Abdruck der Gallenblase. Eine Ausnahme von diesem sonst so regelmäßigen Verhalten findet sich an der Atelesleber. Die Gallenblase hat sich hier der Intestinalfläche des linken Stammlappens eingelagert (vgl. Fig. 17). Linksverschiebungen der Gallenblase bis zur Hauptlängsfurche werden auch bei *Cebus* angetroffen. Man vergleiche die Figg. 9 und 14.

Verlagerungen der Gallenblase nach links sind gelegentlich beobachtet worden. OWEN hat sie an der Leber des Dugong, REX am Organe von *Myrmecophaga didactyla* gefunden. REX hält die Linkslage der Vesica fellea für eine pathologische Bildung (O. c. pag. 579). Diese Ansicht ist jedoch nicht näher begründet, so dass auch kein Grund besteht, derselben zuzustimmen. Es ist für die Organe von *Cebus* und *Ateles* kein Merkmal zu erspähen, welches der Linkslage der Gallenblase das Gepräge des »Pathologischen« verleiht. Die von HOCHSTETTER 1886 gemachten Beobachtungen an der menschlichen Leber betreffen von dem Gewöhnlichen ganz abweichende abnorme Verhältnisse und müssen anders beurtheilt werden als die normalen Befunde bei *Cebus* und *Ateles*.

Die oberflächliche Einsenkung der Gallenblase in die Leber der Platyrrhinen ist die Regel. Sie kehrt am Organe aller höheren Primaten wieder und ist bekanntermaßen der normale Befund an der menschlichen Leber. Die breite Schalenform der Leber, welche bei den höchsten Lebewesen nur eine wenig vertiefte Intestinalfläche

darbietet, darf als Ursache für die oberflächliche Lage der Gallenblase gelten. Bei den Halbaffen ist die Gallenblase oftmals tief in das Leberparenchym eingelassen, zuweilen sogar allseitig von diesem umschlossen. Die Thatsache ist für Stenops durch REX hervorgehoben und für die Ansicht verwerthet worden, dass die Gallenblase »aus einem besonders tief im Bereiche des mittleren Lappens gelagerten Gallenwege« sich hier entwickelt habe (O. c. pag. 575). REX vertritt also die Ansicht der Ungleichwerthigkeit der oberflächlich und der tief gelagerten Gallenblasen an verschiedenen Organen. Wir erinnern uns indessen an dieser Stelle der gebieterischen Thatsache, dass die Gallenblase bei den Halbaffen in allen Stadien einer allmählichen tieferen Einlagerung angetroffen worden ist. Die allmähliche tiefere Einsenkung vollzog sich aber naturgemäß an derartigen Gallenblasen, welche keinerlei Ungleichwerthigkeiten unter einander erkennen ließen. Es besteht kein triftiger Grund für die übrigens nicht ernstlich verfochtene Ansicht, dass oberflächlich und tiefer gelegene Gallenblasen der Primatenlebern aus verschiedenen Abschnitten der Gallengänge hervorgegangen seien. Die Lehre von der Homologie der Gallenblasen bei den Primaten muss eben vor der Hand beibehalten werden.

Die beiden Seitenlappen sind gegen den Stammlappen je durch eine ventro-dorsalwärts tief einschneidende Fissura interlobaris (dextra et sinistra) scharf abgesetzt. Die Spalten dringen tief bis in die Gegend der Pforte ein. Sie sind bei den meisten Organen derartig schräg gestellt, dass sie von den Seiten her sich median- und beckenwärts neigen und einen kopfwärts offenen, stumpfen Winkel mit einander bilden. Liegt ein solches Verhalten vor, so lehnen sich beide Seitenlappen den nach unten und lateral gerichteten Berührungsflächen des Stammlappens an. An diesen schief gestellten Flächen muss die Verschiebung der Seitenlappen während der Zwerchfellathmung leicht vor sich gegangen sein. Die seitlichen Lappen müssen sich bei der Inspiration abwärts und medianwärts bewegt haben. Die Fissurae interlobares laterales fallen hinwiederum zuweilen mehr in eine horizontale Ebene, oder sie sind sogar vertikal gestellt. Im ersteren Falle (Ateles) werden sich die Seitenlappen während der Inspiration medianwärts, im letzteren Falle abwärts (Cebus, Fig. 10 beiderseits; Fig. 15 links) bewegt haben. In allen Fällen ist durch die gegen den Stammlappen leicht verschiebbaren Seitenlappen den inspiratorischen Bewegungen des Zwerchfells

Rechnung getragen. Es haben hierbei wohl hauptsächlich die Seitentheile des Zwerchfells eine Rolle gespielt.

Die von den Seitenlappen eingefasste obere Fläche des Stammlappens ist oftmals in auffallender Weise abgeflacht. Diese Fläche ist in die Zwerchfellkuppel eingelassen; an ihr tritt die Vena cava inferior aus der Leber zum Zwerchfelle. Diese Fläche ist wohl am wenigsten der Formveränderung bei der Athmung unterbreitet gewesen. Auf den Figg. 7, 10 und 15 bietet sich die ebene Fläche des Stammlappens dem Beschauer dar.

Die unteren Flächen des Stamm- und beider Seitenlappen zeigen mannigfaltige Fortsatzbildungen bei Cebus. Dieselben sind verschiedenartig. Eine regelmäßige Wiederkehr bestimmter Bildungen ist ohne Weiteres nicht feststellbar. Die Höhlungen, durch bestimmte Nachbarorgane der Leber hervorgebracht, sind regelmäßige zu heißen, eben so die Erhebungen, welche die Höhlungen gegen einander absetzen.

Der dorsal von der Leberpforte lagernde Dorsallappen ist bei allen Platyrrhinen, eben so wie bei den Halbaffen, von der Hohlvene durchbohrt. Der Lappen ist mit einem Hohlvenenfortsatz behaftet geblieben. Er schlägt an zwei Lebern von Cebus in ursprünglicher Art (Figg. 9 und 14) eine absteigende Richtung ein; er ist also nach Art der Ausdehnung ein Lobus descendens. In diesen beiden Fällen ist der dorsale Lappenabschnitt nur von sehr geringfügiger Ausdehnung. Er ist im Vergleiche mit den anderen Lappen verkümmert. Der Dorsallappen ist an allen Organen gegliedert. Er zerfällt in zwei Theile, in einen linken und in einen rechten Abschnitt. Der linke grenzt an die Fossa ductus venosi und zeigt Abdrücke vom benachbarten linken Seitenlappen. Er ist mehr oder weniger warzenförmig, endigt aber zuweilen mit scharfer Kante. Dieser Processus oder Lobus papillaris ist der massiver gewordene Basaltheil eines Processus omentalis bei Halbaffen (Tarsius, Avahi), bei welchen er aber ebenfalls im Zustande eines stumpfen Fortsatzes bestehen kann (Nycticebus, Lemur). Er stellt bei den Westaffen die Dorsalwand der Leberpforte dar. — Der rechte Abschnitt des Lobus dorsalis ist der Hohlvenenfortsatz der Leber, der eigentliche Lobus descendens. Dieser tritt in zwei ganz verschiedenen Formen auf. Der eine Zustand wurde zweimal bei Cebus gefunden; der andere bestand an den anderen Cebuslebern und bei Ateles. Im ersten Falle handelt es sich um einen Lappen, welcher in absteigender Richtung die untere Hohlvene begleitete und eine rein descendirende

Haltung sich bewahrt hatte. Man findet ihn in dieser Weise auf den Figg. 9 und 14. Der Lappen gliedert sich auf Fig. 14 in einen links von der Hohlvene liegenden, spitz auslaufenden und in einen abwärts verbreiterten rechten Abschnitt. Letzterer schließt eng an die Unterfläche des Lobus lateralis dexter an. Auf der Fig. 9 ist der Abschnitt links von der Hohlvene zu einer schmalen, senkrecht gestellten Spange geworden, während der rechte Lappenabschnitt dem auf der Fig. 14 dargestellten Verhalten gleichkommt, dabei aber an Ausdehnung nach rechts hin etwas zugenommen hat. Die verbreiterte untere Fläche des rechten Abschnittes nimmt Antheil an der Bildung der Impressio renalis hepatis.

Diese bei zwei Individuen angetroffene Form des Lobus descendens ist die ursprünglichere, da die Beziehungen zur Hohlvene in der ganzen Ausdehnung des Lappens sich aussprechen.

Der zweite Formzustand, von Cebus auf den Figg. 7, 11 und 12, von Ateles auf den Figg. 16 und 17 dargestellt, ist gekennzeichnet durch die sehr ansehnliche Entfaltung des Lappens in querer Richtung nach rechts. Der Lappen überragt den Lobus lateralis dexter und berührt die seitliche Bauchwand, welche an ihm eine konvexe Außenfläche hinterlässt. Die Basis des Lappens bleibt von der Hohlvene durchsetzt. Auch die linke Fläche der Hohlvene kann von einem spitz auslaufenden Abschnitte des Lappens belegt sein (Fig. 7). Der von der Hohlvene durchbohrte Theil ragt beckenwärts eben so weit herab wie der Processus papillaris und der Lobus descendens der Cebuslebern der Figg. 9 und 14. Er ist der Urantheil des Gesamtlappens. Der quere Schenkel ist neu entfaltet und giebt dem ganzen Lobus dorsalis ein eigenes Gepräge. Descendirend bleibt der um die Hohlvene gefügte Antheil. Der charakteristische Abschnitt liegt horizontal und quer; er läuft seitlich spitz aus. Der Lobus dorsalis wird hier, abgesehen vom Lobus papillaris und vom descendirenden Lappentheile, zu einem Lobus caudatus. Er tritt meist in Gestalt einer dreiseitigen Pyramide in die Erscheinung. Eine obere Fläche ist der unteren Fläche des rechten Seitenlappens zugekehrt. Zwei andere Flächen sind abwärts, die eine ist dorsal, die andere Fläche ventralwärts gewendet. Der hinteren unteren Fläche lagern rechte Niere und Nebenniere an. Sie ist durch einen quergestellten Kamm von der unteren ventralen Fläche geschieden.

Der Lobus descendens der Cebuslebern der Figg. 9 und 14 besitzt ebenfalls eine Impressio renalis. Mit dem Auswachsen zu

einem Lobus caudatus auf den Figg. 7, 11 und 12 vergrößerte sich diese Berührungsfläche mit der Niere.

Ansehnlicher als bei Cebus, aber doch gleichgeformt, tritt der Lobus caudatus an der Atelesleber der Fig. 16 auf. Er läuft rechts auch in eine Spitze aus. An der Leber des anderen Exemplars von Ateles hat der Lappen (Fig. 17) unter Beibehaltung seiner Flächen in dorso-ventraler Richtung so gewaltig an Ausdehnung gewonnen, dass die Anwendung des Namens »Lobus caudatus« im wörtlichen Sinne unpassend erscheint. Er ist aber der rechte Abschnitt des Lobus dorsalis geblieben, der rechts an den Hohlvenenfortsatz der Leber angefügte Fortsatz.

Wie unzweckmäßig es häufig ist, die Bezeichnung der Organabschnitte in der vergleichenden Anatomie von einer nur zuweilen wahrgenommenen Form zu entnehmen, lässt sich am Lobus dorsalis darthun. Formen wechseln. Gewisse Beziehungen der Organe zu einander erhalten sich aber oft lange.

Die individuellen Schwankungen sind am Lobus dorsalis der Platyrrhinenleber ansehnliche. Fehlt ein Lobus caudatus, so ahmt der Lobus lateralis dexter seine Gestalt nach; er läuft dann ebenfalls spitz aus und lässt seine Unterfläche durch einen quergestellten Kamm in eine hintere Impressio renalis und eine vordere Impressio colica getrennt sein (Figg. 9 und 14).

Für die Möglichkeit wechselseitiger Ausbildung zwischen größeren Leberabschnitten bieten der rechte Seitenlappen und der Processus caudatus des Lobus dorsalis der Cebusleber die besten Belege.

Sobald der Lobus dorsalis mit einem Processus caudatus ausgestattet ist, tritt die Hohlvene nicht mehr an seiner Spitze in ihn ein; denn diese liegt nunmehr am rechten Leberrande. Diese Verlagerung hängt mit der Umänderung eines Lobus descendens in einen Lobus transversus caudatus unmittelbarst zusammen.

Die Gesamtform der Platyrrhinenleber verändert sich mit der Ausbildung eines Processus caudatus am Lobus dorsalis nicht. Die Breitenausdehnung der Leber verliert nichts, und der senkrechte Durchmesser gewinnt kaum etwas, da eine Massenabnahme am Lobus lateralis dexter wechselseitig folgt.

Andeutungen einer queren Ausdehnung nach rechts, ähnlich dem bei Platyrrhinen auftretenden Zustande, wurden unter den Halbaffen nur bei Tarsius angetroffen (Fig. 21 der betreffenden Abhandlung). Ein rechts von der Hohlvene liegender größerer Lappen mit descen-

direndem Verlaufe fand sich auch an der Leber von *Nycticebus* (O. c. Figg. 4—9) vor.

Mit der starken Rechtsausdehnung des Lobus dorsalis hängt die Erscheinung zusammen, dass die Tunica serosa, welche ursprünglich eng an die ventrale und rechte Wandung der Hohlvene sich hält, eine Strecke weit von dieser nach rechts sich entfernt, und zwar unter Ausbildung eines ligamentösen serösen Doppelblattes, welches von der rechten Wand der Cava inferior zum Kamm des Lobus caudatus hinzieht. Als solches ist es z. B. auf der Fig. 12 erkennbar. Es entsteht andererseits durch Auseinanderweichen der Blätter der serösen Duplikatur ein von der Anheftungsstelle der Serosa an der Leber eingefasstes Feld, welches des serösen Überzuges entbehrt (Fig. 4 Ateles). Dadurch, dass die Hohlvene dieses Feld links begrenzt, fehlt der rechten Fläche der Vene in gleicher Weise das seröse Kleid. Die Spitze der nach rechts ausgezogenen Anheftungsstelle der Serosa liegt an der Grenzleiste des Lobus caudatus, welche die Impressio renalis von der Impressio colica trennt. Die Anheftungsstelle der Serosa ist mit der Querlage des Anfangs descendirenden Lappens ausgezogen worden. Man kann desshalb umgekehrt aus jenem Verhalten der Serosa zum Lobus caudatus auf dessen sekundäre Entfaltung nach rechts hin zurückschließen. Es liegen hier zwei von einander abhängige Erscheinungen vor. Lässt man das eigenartige Verhalten der Serosa rechts von der Cava inferior in jener Abhängigkeit nicht gelten, so bleibt es unverstanden. Eine Stütze für die Annahme gegenseitiger Abhängigkeit ist die Thatsache des Fehlens des dreieckigen, serosafreien Feldes an denjenigen Cebuslebern, deren Lobi descendentes die Umwandlung zu Lobi caudati nicht durchgemacht haben (Figg. 9 und 14). Hier schmiegt sich die Serosa der rechten Wandfläche der Hohlvene eng an.

Die Annahme ist gerechtfertigt, dass derjenige Theil des Lobus caudatus, welcher mit dem Ende der rechts ausgezogenen serösen Duplikatur zusammenfällt, ursprünglich rechts neben der Hohlvene gelegen war. Mit seiner Verlagerung dehnte sich auch die Serosa aus. Nunmehr horizontal gestellte Flächen des Lobus caudatus werden also früher einen descendirenden Verlauf gehabt haben.

Impressio oesophagea. Die Einlagerung der Speiseröhre in die Dorsalwand der Leber betrifft den Lobus lateralis sinister und den Processus papillaris des dorsalen Lappens. Der Ösophagus liegt hinter der Fossa ductus venosi. Von den Wandungen der Impressio oesophagea aus erstrecken sich beiderseits nach hinten und abwärts

Fortsätze der beteiligten Lappen, welche die Impressio zu einer Incisura oesophagea umgestalten. Man erkennt dieselbe auf den Figg. 8 und 13. Diese Incisura oesophagea war bei den Halbaffen ein sehr prägnantes Merkmal für die Höhenentfaltung der Leber im Dorsalgebiete. In größter Ausdehnung bei *Nycticebus* und *Lemur*, nur noch andeutungsweise auftretend bei *Tarsius* juv. und *Avahi*, war der ösophageale Einschnitt eines der Kennzeichen für die Beurtheilung der Leber nach deren ursprünglichem oder abgeändertem Baue. Die Incisura oesophagea ist bei der *Platyrrhinenleber* rechts durch die steile Wandfläche des *Processus papillaris* begrenzt. Diese ist verhältnismäßig ansehnlich. Die linke Wand, vom Lob. *lateralis sinister* gebildet, ist bei *Cebus* sehr verkürzt; doch ist sie immerhin noch bemerkenswerth für den wirklichen Bestand einer Incisura oesophagea. Das Verhältnis der Höhe der letzteren zur Breite des Gesammtorgans ist bei *Cebus* 1 : 8 bis 1 : 12. Hierin drückt sich wiederum die Thatsache der weiten Entfernung der *Cebusleber* von der Entwicklungsstufe aus, auf welcher fast alle mit einer Incisura oesophagea ausgestatteten Organe der Halbaffen sich befinden. Bei *Ateles* vermisste ich einen Einschnitt. An seine Stelle ist ein flacher, durch die Speiseröhre erzeugter Eindruck getreten (Figg. 16 und 17). Dieser Zustand ist auch von einigen Vertretern der Halbaffen erreicht worden, z. B. von *Tarsius* der Fig. 20. Die *Atelesleber* ist diesbezüglich weiter umgestaltet als das Organ von *Cebus*.

Das *Ligamentum coronarium* war für die Beurtheilung der gesamten äußeren Form der Leber ein sehr wichtiger Angriffspunkt geworden. In der Stellung der beiderseitigen Schenkel des serösen Doppelblattes spiegelten sich bei den Halbaffen die Verhältnisse von Höhe und Breite des ganzen Organs und der Abschnitte desselben, in gleicher Weise diejenigen bemerkenswerther Nebenerscheinungen wieder. Einiges, was für die Prosimier galt, kehrt als Ursprüngliches bei *Platyrrhinen* zu Tage. Hierher gehört zunächst der folgende Zustand:

Der rechte Abschnitt des *Ligamentum coronarium*, welcher auf die Dorsalfläche des Lobus *descendens* übergreift, besteht bei *Cebus* allenthalben als wirkliches Doppelblatt, ähnlich wie das *Ligamentum falciforme*. Die beiden serösen Lamellen liegen also fest an einander, so dass zwischen ihnen keine vom Bauchfelle unbedeckte Fläche vorhanden ist. Auf Fig. 8 ist die Anheftungsweise des *Lig. coronarium* längs der dorsalen Wandfläche der Hohlvene zum Ausdrucke gekommen. Auf Fig. 13 springt das Verhalten vielleicht

noch deutlicher in die Augen, denn die Hohlvene ist auch jenseits der Leber erkennbar. Die Organe von *Cebus* mit primitivem, rein descendirenden Hohlvenenlappen der Figg. 9 und 14 zeigen das Verhalten in noch auffälligerer Weise. Hier wird die Leber stets in einer mehr lockeren Verbindung mit der Rumpfwand durch das *Lig. coronarium* angetroffen. Dieser Zustand ist, weil die Organisation der Halbaffen ihn durchgehends in sich fasst, ein ursprünglicher. Die *Ateles*-leber hat sich auf eine höhere Stufe erhoben. Die Hohlvene ist der dorsalen Wand der Bauchhöhle unmittelbar angefügt. Dies konnte sich vollziehen, indem die beiden Blätter des *Lig. coronarium* nach den Seiten hin aus einander wichen. Es entstand dadurch eine von der Serosa nicht überzogene Fläche. Diese beschränkte sich nicht auf die dorsale Wand der Cava inferior. Sie dehnte sich vielmehr auch auf die rechts an die Hohlvene angrenzende Fläche der Leber aus (Fig. 4). Hiermit war ein Fortschritt gegeben; denn die im Großen und Ganzen verbreiterte *Platyrrhinen*-leber ward auf diese Weise fester mit der Rumpfwand verbunden und zugleich besser in der Bauchhöhle verpackt. Als ein Fortschritt der Organisation muss der Zustand auch im Hinblick auf den bei *Anthropoiden* und beim Menschen bestehenden Bau beurtheilt werden; denn bei ihnen ist die Verschmelzung von Leber und dorsaler rechter Bauchwandung eine fast vollendete zu heißen. Die Übereinstimmung in der Art der Verwachsung hier und dort sind vollkommene, wensschon die Breitenzunahme der Leber bei *Ateles* durch den *Lobus descendens*, beim Menschen u. s. f. aber durch den *Lobus lateralis dexter* zu Stande gekommen ist.

Die Leber von *Ateles* führt uns zum ersten Male die genannte Verwachsung vor Augen. Trotz vieler Konvergenzen, welche an den stark umgewandelten Organen von Halbaffen und an der *Platyrrhinen*-leber nachzuweisen sind, ist doch kein Befund bei den ersteren bekannt geworden, welcher nicht noch das ursprüngliche *Lig. coronarium* trüge. In Bezug auf die Umwandlung der äußeren Formverhältnisse der Leber ist also auch in der erwähnten Weise durch *Ateles* ein Schritt vorwärts gethan. Scheinbar geringfügig, erhält der betreffende Umstand höhere Bedeutung durch den Vergleich mit dem Baue der menschlichen Leber.

Überall da, wo der rechte Schenkel des *Lig. coronarium* an der Hohlvenenwand sich anheftet, lagert es, entsprechend der Stellung der Vene, nahezu senkrecht im Körper. Das gilt für *Prosimier* und *Platyrrhinen* in gleicher Weise.

Der linke Schenkel des Lig. coronarium wechselte bei den Halbaffen die ursprüngliche, senkrechte Stellung mit einer abgeänderten schrägen oder nahezu queren. Der Vergleich der Befunde bei *Nycticebus* und *Tarsius* juv. veranschaulichte diese Wandlung. Bei *Cebus* wurde einerseits die primitive, senkrechte Stellung angetroffen (Fig. 13); andererseits wurde auch der transversale Verlauf beobachtet. Derselbe ist dargestellt auf Fig. 8. Er findet sich auch an den Organen vor, deren untere Flächen auf den Figg. 9 und 14 abgebildet worden sind. Die quere Lage des Lig. coronarium ist bei *Ateles* entwickelt.

Vom rechten Schenkel des Lig. coronarium zweigte sich bei einigen Halbaffen ein Fortsatz auf den rechten Seitenlappen ab (*Mikrocebus*, *Avahi*, *Lemur*, *Nycticebus*). Dieser Fortsatz konnte von der größeren Entfaltung des Lappens abhängig gedacht werden. Er wurde bei einigen Halbaffen vermisst. An der Leber der Westaffen tritt er regelmäßig auf. Bei *Cebus* verläuft er an einem Exemplare ziemlich steil über die Dorsalfläche des Lob. lateralis dexter (Fig. 14). Bei den anderen Thieren liegt er beinahe horizontal (Fig. 8). Auch eine mittlere Stellung dieses Fortsatzes wurde beobachtet (Fig. 13). Einige Male erreichte derselbe den unteren Dorsalrand der Leber. An der Leber, welche auf Fig. 12 von unten her dargestellt ist, erstreckt sich der Seitenzweig des Lig. coronarium dexter in querer Richtung dicht oberhalb des gut entwickelten Lobus caudatus.

Bei *Ateles* hat der Lobus caudatus die Stelle des Lobus later. dexter eingenommen. Der rechts ausgezogene Fortsatz des Ligamentes dehnt sich hier auf die Dorsalfläche des Caudallappens aus (Fig. 4) und ist bis zu dessen unterem Rande verfolgbar.

An der *Cebus*leber hat der Lobus caudatus trotz seiner starken Entfaltung eine Abzweigung des Lig. coronarium auf seine Dorsalfläche nicht erzeugen können. Erst die eingreifenden Umgestaltungen der *Ateles*leber haben dies zu Stande gebracht. Wir finden keinerlei ähnliche Einrichtungen bei den Halbaffen. Die Annahme, dass die auf die Seitenlappen fortgesetzten Duplikaturen des Lig. coronarium durch die Seitenentfaltung der Lappen in die Erscheinung treten, wird bekräftigt durch den Thatbestand bei *Ateles*; denn hier ruft der an Stelle des Lobus later. dexter getretene abnorme Lobus caudatus aufs Neue die Bildung hervor.

Die *Ateles*leber gewinnt aber noch eine besondere Bedeutung durch den Umstand, an ihr zeigen zu können, dass der rechte Schenkel des Lig. coronarium bei den Primaten in zwei ganz verschiedenen

Zuständen vertreten ist. Der eine Zustand des *Lig. coronarium dextrum* tritt in jener Duplikatur auf, welche von der dorsalen Bauchhöhlenwand, d. i. vom Zwerchfell, auf die Dorsalfläche der unteren Hohlvene und auf das die Vene umschließende Leberparenchym übergeht. Dieser als *Lig. hepato-cavo-phrenicum* zu bezeichnende, senkrecht gestellte Schenkel fehlt in keiner Abtheilung der Primaten. Er ist bei vielen Prosimiern der alleinige Vertreter des *Lig. coronarium dextrum*. Er bewahrt unter den Platyrrhinen bei *Cebus* die Art eines serösen Doppelblattes. Er ist bei *Ateles* durch Auseinanderweichen seiner beiden Blätter und durch Anlehnern der Hohlvene an die Bauchhöhlenwand als ligamentöses »Doppelblatt« verschwunden. Links und rechts von der Hohlvene ist bei *Ateles* die Anheftung der getrennten Blätter an der Leber erfolgt. Dieses Verhalten besteht fort bei den höchst organisirten Primaten. Der zweite Zustand am *Lig. coronarium dextrum* stellte sich mit der Breitenentwicklung der Leber ein. Der rechte Seitenlappen wird durch einen zum serösen Doppelblatte ausgezogenen Fortsatz des rechten Blattes des primären Ligamentes (= *Lig. h. c. phr*) an die Rumpfwand fester angeheftet. Dieser Fortsatz erscheint als schräg oder quer gestellte Duplikatur, welche bei Halbaffen zuweilen, bei den untersuchten Westaffen immer vorhanden ist und bei den höheren Formen sich erhält. Es ist bekannt, dass dieses sekundär bei den Primaten auftretende Gebilde beim Menschen als rechter Abschnitt des *Lig. coronarium hepatis* aufgeführt wird. Es erfährt nun bei den Antropomorphen und beim Menschen die gleichen Veränderungen wie das primäre Band, indem auch seine beiden Blätter, ein oberes und ein unteres Blatt, aus einander weichen und dadurch einen größeren Abschnitt der Dorsalfläche des *Lob. lateralis dexter* mit dem Zwerchfelle in festere Verbindung bringen. Das obere Blatt wird nach Maßgabe seiner Ausdehnung von der Leber zum Zwerchfelle zum *Lig. hepato-phrenicum*; das untere Blatt besteht als *Lig. hepato-renale*. Beide Blätter gehen naturgemäß seitlich rechts in einander über und können dabei noch ein *Lig. triangulare dextrum* abgeben. Wichtiger als ein solcher Befund ist indessen die Thatsache, dass die rechte Lamelle des primären *Lig. hepato-cavo-phrenicum* bei dem Auseinanderweichen des sekundären Kranzbandes einer unmittelbaren Einverleibung in dieses unterliegt. Die bei den Primaten sich abspielenden Entwicklungsvorgänge erklären mancherlei Umwandlungen an der Leber dieser höchsten Lebewesen. Die auf den Figg. 1 bis 5 wiedergegebenen Schemata veranschaulichen die einzelnen Entwicklungsstufen.

Fig. 1.

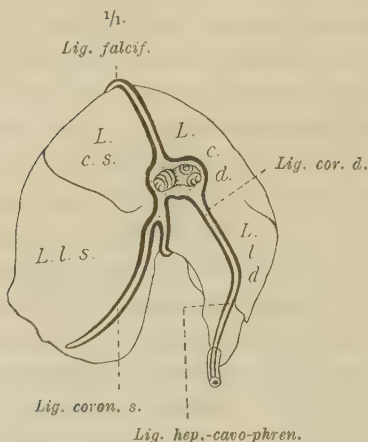
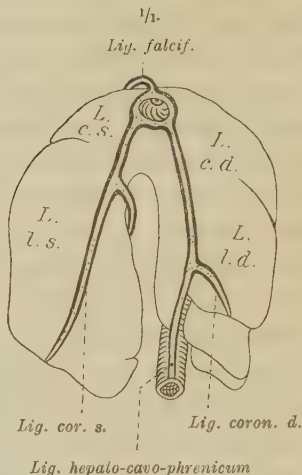


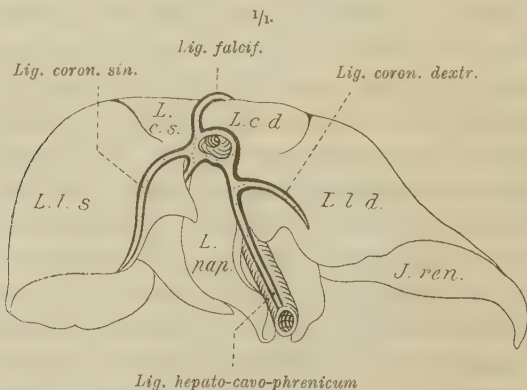
Fig. 2.



Die Fig. 1 führt das bei den Prosimiern als das ursprünglichste bekannte Verhalten des Ligamentum coronarium von *Nycticebus* vor. Der rechte Schenkel desselben erstreckt sich vom rechten Seitenlappen auf den Lobus descendens und von diesem auf die Dorsalfäche der unteren Hohlvene. Er ist ein Ligamentum hepato-cavo-phrenicum.

Die Fig. 2 verdeutlicht neben dem primitiven 'Ligamentum hepato-cavo-phrenicum' das von dessen rechtem Blatte abgezweigte, sekundäre Ligamentum coronarium, wie es ebenfalls bei Prosimiern, bei *Nycticebus*, angetroffen wird.

Fig. 3.



Die Fig. 3 versinnbildlicht die bei *Cebus capucinus* gefundenen Verhältnisse, welche sich bezüglich des primären Ligamentum hepato-cavo-phrenicum, sowie des sekundären Ligamentum coronarium dextrum aufs engste an die auf Fig. 2 abgebildeten anschließen. Die Ligamente sind einfache seröse Doppelblätter wie bei *Nycticebus*. Die Form der Leber hat aber große Veränderungen erlitten.

Fig. 4 giebt das Verhalten des Ligamentum coronarium bei *Ateles* wieder. Hier ist die Vena cava dorsal nicht mehr vom Leberparenchym völlig bedeckt. Der sekundär ausgezogene Schenkel des Ligamentum coronarium dextrum erscheint noch als einfaches seröses Doppelblatt, indessen das rechte Blatt des Ligamentum hepato-cavo-phrenicum sich von der Hohlvene entfernt und nach rechts verschoben hat. Dadurch ist das auf der Figur punktirtre Feld von einem serösen Überzuge befreit. Dasselbe liegt der dorsalen Bauchhöhlenwandung direkt an.

Fig. 4.

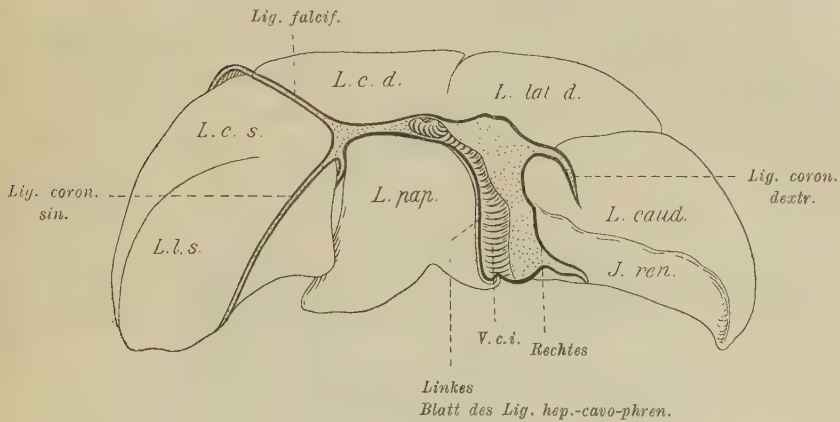
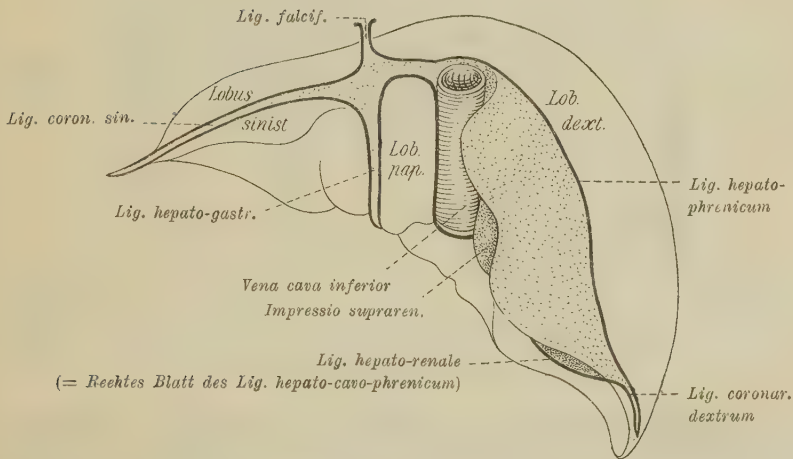
 $\frac{1}{1}$.

Fig. 5.

 $\frac{1}{2}$.

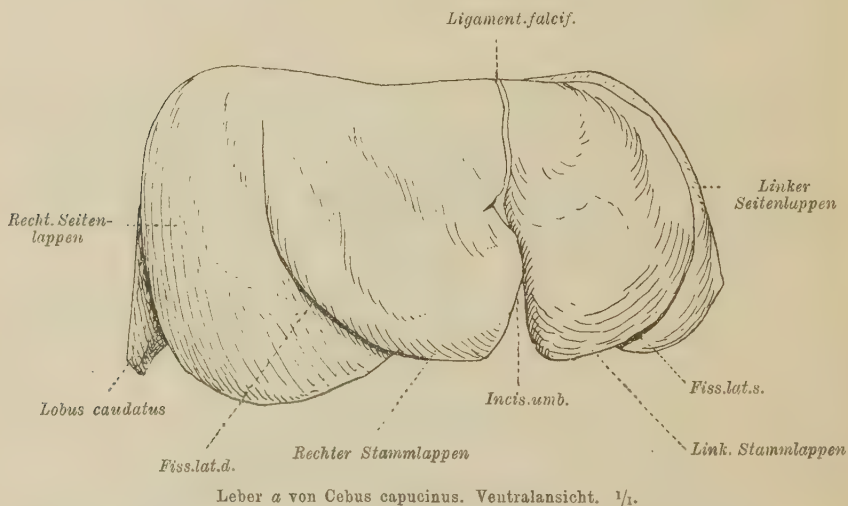
Auf der Fig. 5 sind die Umgestaltungen eingefragen, welche das ursprüngliche Ligamentum hepato-cavo-phrenicum sowie das sekundäre Ligamentum coronarium dextrum beim Menschen erlitten haben. Das rechte Blatt des Ligamentum hepato-cavo-phrenicum hat sich hier so weit nach rechts und abwärts verschoben, dass es das linke Blatt des sekundär ausgezogenen Ligamentum coronarium dextrum in Mitleidenschaft gezogen hat. Beide verlaufen von der Leber zur rechten Niere als Ligamentum hepato-renale. Das rechte Blatt des rechten Kranzbandes erstreckt sich nunmehr vom Ligamentum falciforme bis zum sekundären Ligamentum coronarium dextrum, falls dasselbe noch wie auf der Fig. 5 erkennbar ist, und erhält den Namen Ligamentum hepato-phrenicum wegen seiner Ausdehnung zwischen Leber und Zwerchfell.

Sobald das sekundäre, ausgezogene Ligamentum coronarium dextrum beim Menschen durch Aufnahme in die benachbarten serösen Blätter nicht mehr abgrenzbar ist, was bei Anthropoiden und beim Menschen die Regel zu sein scheint, so ist wieder ein neuer Zustand in der Geschichte des rechten Schenkels des Kranzbandes eingetreten. Der primäre Zustand liegt auf Fig. 1, der sekundäre auf den Fig. 2 und 3 vor. Ein tertiärer Befund ist auf Fig. 4 erkennbar, welcher in einen quaternären beim Menschen sich verwandelt hat.

2. Darstellung der Einzelbefunde unter Berücksichtigung der genaueren Verhältnisse.

An die gegebene Übersicht über die hervorstechenden Erscheinungen, welche die Platyrrhinenleber beherrschen, schließe sich die Vorführung aller derjenigen Befunde an, vermöge deren die Leber von *Cebus* und die von *Ateles* je für sich an Bedeutung gewinnen. Es handelt sich hauptsächlich um die schwankenden individuellen Zustände, welche oftmals über den Kreis des Genus nicht hinausragen und dadurch nur eine Art Familieninteresse besitzen, andererseits aber über die engere Grenze des Genus sowohl nach abwärts als auch nach aufwärts hinweisen. Man erwarte keine Beschreibung

Fig. 6.



der einzelnen untersuchten Organe. Die Punkte von Bedeutung sollen auch hier nach einander an dem vorliegenden untersuchten Stoffe besprochen werden. Wo es nur irgendwie möglich ist, werden die einfacheren Entwicklungsformen in der Vorführung den Ausgangspunkt für die weiter fortgeschrittenen abgeben.

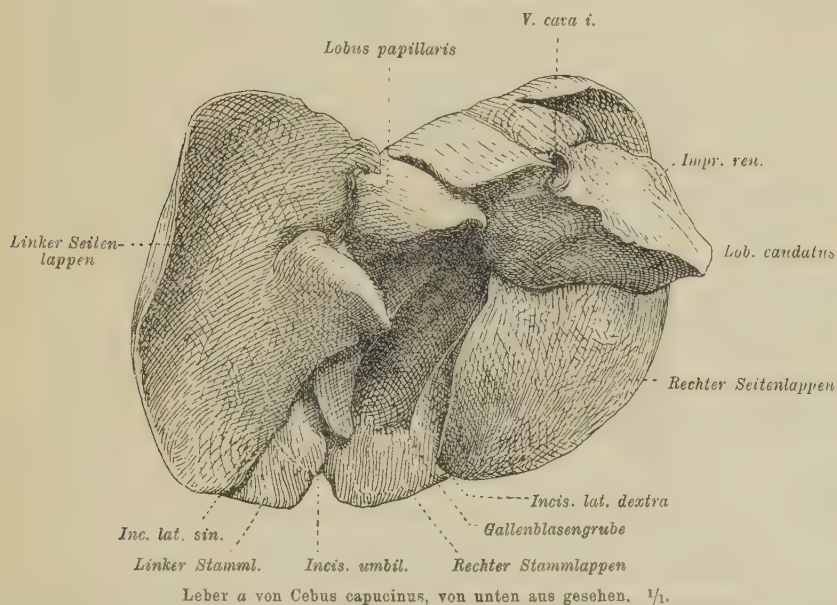
a. Leber von *Cebus capucinus*.

Lappen der Leber.

Erstens. Der Stammlappen. Die Eintheilung in den rechten und linken Abschnitt ist überall durchgeführt. Der rechte Stammlappen überwiegt an Volumen in der Regel den linken Lappenabschnitt. Das äußert sich unter Anderem an den Querdurchmessern beider.

Der linke Lappen verschmälert sich zuweilen nach hinten und oben (Fig. 12) in auffallender Weise, zuweilen aber gegen den ventralen Rand zu (Fig. 15). Das Verhältnis der Querdurchmesser zu einander ist an verschiedenen Stellen ein sehr verschiedenes. Das größere

Fig. 7.



Maß fällt aber immer zu Gunsten des rechten Stammlappens aus. An der ventralen Wandfläche, in der Höhe der Incisura venae umbilicalis, ergab die Messung folgendes Resultat:

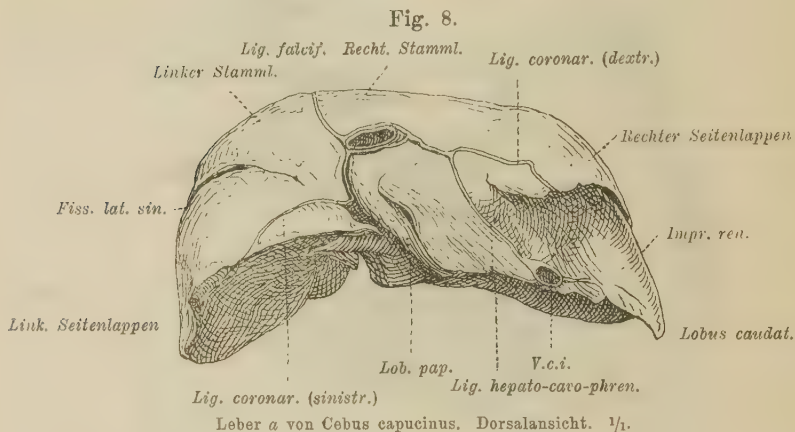
	Querdurchmesser des linken, des rechten Lappens;		Verhältnis beider zu einander
Fig. 12:	2,5 cm,	2,5 cm	1 : 1 = 24 : 24
» 6:	2,5 »	3,0 »	5 : 6 = 20 : 24
» 10:	1,5 »	2,0 »	3 : 4 = 18 : 24
» 15:	1,2 »	2,5 »	1 : 2 = 12 : 24.

Wie sehr das Ergebnis sich verschiebt, wenn die Maße an anderen Stellen genommen werden, ist am augenscheinlichsten am Objekte der Fig. 12. Hier ergeben die Maße, oben und hinten aufgenommen, 0,5 und 1,8 cm, also ein Verhältnis von 1 : 3,5. Der Augenschein lässt die Volumsverminderung am linken Stammlappen allenthalben hervortreten. Das Gleichmaß beider Stammlappenab-

schnitte dürfte dem ursprünglichen Verhalten zu eigen gewesen sein. Die Ungleichwerthigkeit hat sich wohl erst sekundär daraus entwickelt. Sicheres hierüber ist jedoch nicht auszusagen.

Die *Incisura venae umbilicalis* nimmt Antheil an der Trennung des Lappens in die beiden Abschnitte. Sie schneidet bei allen Lebern tief in die ventrale Fläche ein, und zwar am Objekte der

Fig. 15: 1,2 cm, Fig. 12: 1,5 cm,
 » 6: 1,7 » » 10: 1,8 »



Der Einschnitt liegt bei allen Objekten am ventralen Rande der Leber. Diese Lage ist fraglos eine primitive. Sie findet sich jedoch bei Halbaffen verhältnismäßig nur noch selten vor (*Nycticebus*, *Lemur*, *Avahi*). Meist ist die *Inc. venae umbilicalis* bei diesen Thieren durch die Vergrößerung des linken Seitenlappens vom Vorderrande ausgeschlossen worden.

Die *Vena cava inferior* verlässt den Stammlappen an der Verbindungsstelle mit dem *Lobus descendens*. Sie wird rechts vom *Ligamentum suspensorium falciforme* gefunden und ist demgemäß in die Blätter des rechten Schenkels des *Lig. coronarium* eingeschlossen. Dies Verhalten ist sichtbar auf den Figg. 8, 10, 13 und 15.

Der Vorderrand des Stammlappens nimmt bei allen Individuen in seiner ganzen Ausdehnung Antheil an der Bildung des Vorderandes des Gesamttorgans. Er läuft demnach frei aus. Er ist zuweilen horizontal gestellt (Fig. 10, rechts), in der Regel aber links und rechts von der *Incisura venae umbilicalis* nach unten hin vorgebuchtet, konvex (Figg. 6, 15). An der Leber der Fig. 10 ist nur der Rand des linken Stammlappens abgerundet.

Die Fossa ductus venosi Arantii ist bei allen Individuen wegen der Einsenkung des Lig. hepato-gastricum in sie offen erhalten. Die Fossa venae umbilicalis ist an allen Organen streckenweise überbrückt. An den Objekten der Figg. 9 und 12 befinden sich die Substanzbrücken unmittelbar vor der Pforte. Sie sind wegen der frei entfalteten Läppchen, welche von links her über sie hinweg nach rechts sich erstrecken, auf den Abbildungen nicht darstellbar gewesen. Auf der Fig. 11 ist eine quere, vor der Pforte gelegene Brücke erkennbar, von welcher ein freier Fortsatz ventralwärts sich vorschiebt. Die Verlöthung zwischen den beiden Abschnitten des Stammlappens ist am Objekte der Fig. 14, unmittelbar vor der Pforte beginnend, über die Hälfte der Fossa venae umbilicalis ausgedehnt.

Die Brücken über den vorderen Theil der Längsfurche traten auch bei Halbaffen auf, waren hier aber keineswegs regelmäßige Erscheinungen (pag. 543 des angegebenen Aufsatzes). Die Längsfurche konnte in ganzer Ausdehnung offen bleiben (*Nycticebus*, *Chiromys*, *Lemur nigrifrons*). Dieser Zustand ist fraglos der Ausgangspunkt für denjenigen der Brückenbildung. Die Cebusleber besitzt in dieser Beziehung ein ziemlich differentes Verhalten. Die Ursache für die Verlöthung der benachbarten Stammlappenabschnitte wurde in der Lage der Grube an derjenigen Stelle der Intestinalfläche der Leber gesucht, welche bei den Athmungsbewegungen die geringsten Verschiebungen erfährt und dadurch günstige Gelegenheit zur Verwachsung der Grubenränder darbietet.

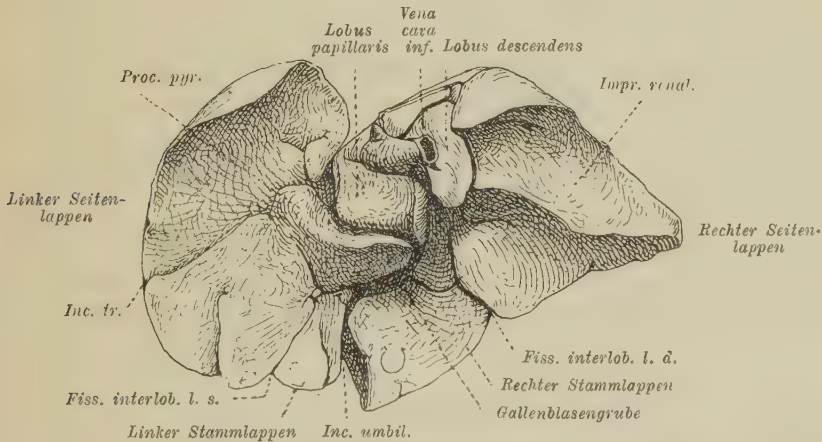
Die Form des Stammlappens ist an allen Organen eine nahezu gleiche, in so fern die gegen die Bauchhöhlenwand gerichtete Fläche in eine obere und in eine vordere sich gliedert. Beide sind an der Leber der Fig. 10 nahezu senkrecht gegen einander abgesetzt. Der Übergang ist mehr vermittelt am Objekte der Figg. 6 und 15. Der obere Theil der Facies supero-anterior ist horizontal gerichtet. Er schiebt sich in die Kuppel des Zwerchfelles ein.

Die Intestinalfläche (Facies inferior) des Stammlappens ist an der Cebusleber durchaus eigenartig. Die Eigenartigkeit kommt durch das Besätsein der Stammlappen mit vielen kleineren und größeren, freien Läppchen zu Stande. Diese kommen in einer atypischen Weise, namentlich dem linken Stammlappenabschnitte, zu. Der rechte Stammlappen trägt den Abdruck der Gallenblase. Die Grube für dieselbe nimmt von der rechten Ecke der Pforte ihren Ausgang. Sie ist von scharfen Seitenrändern eingefasst und dringt

meistens tief in den Stammlappen ein. An allen Objekten lag die Gallenblase mit ihrer unteren Wandfläche frei zu Tage. Diese war allein vom Bauchfelle überzogen. Die Verlaufsart der Gallenblase, demgemäß auch diejenige der Gallenblasengrube ist am Objekte der Fig. 11 eine sagittale. Die Grube grenzt hier an die Fissura interlobaris dextra; sie ist breit und schließt an einen selbständigen Fortsatz an, welcher in die Längsfurche eingesenkt ist. Ihr vorderes Ende, welches den Grund der Gallenblase aufnimmt, bleibt nur 0,7 cm vom ventralen Leberrande entfernt. Von einem Lobus quadratus kann hier wohl nicht die Rede sein. Auch am Objekte der Fig. 12 geschieht die Ausdehnung in sagittaler Richtung. Der Ausgangspunkt an der Pforte wird an deren ganzer Breite angetroffen. Die Gallenblase nimmt die ganze Breite des rechten Stammlappens in Anspruch und bleibt von der Längsfurche (*Fossa venae umbilicalis*) nur durch eine schmale scharfkantige Leiste abgetrennt, welche zum linken Flügellappen für die Grube der Gallenblase wird. Letztere endigt 1,2 cm vom Vorderrande der Leber entfernt. Wohl besteht ein breites rechteckiges Feld vor der Gallenblase; aber von einem Lob. quadratus im Sinne menschlicher Verhältnisse ist keine Andeutung mehr zu sehen. Die Fig. 7 zeigt den Ausgang der Grube rechts an der Pforte. Die Verlaufsrichtung ist eine durchaus schräge, und zwar nach vorn und links. Das Ende der Fundusgrube reicht nahezu an die Längsfurche heran und bleibt 1 cm vom Vorderrande des Organs entfernt. Die Abtrennung eines Lobus quadratus besteht auch hier nicht. Die Gallenblase hat nämlich die Intestinalfläche in ein hinteres linkes und in ein vorderes rechtes Feld zerschnitten. Auf der Fig. 9 erstreckt sich die Grube rechts aus der Pforte heraus und legt sich dann quer vor dieselbe. Eine Linksausdehnung tritt deutlich zu Tage; denn der Grund der Gallenblase überbrückt die Längsfurche, so dass er vom linken Stammlappen her eine Wandfläche erhält. Hinter der Grube liegt ein scharfer Grenzkamm für sie und die Pforte. Der einem Lobus quadratus der menschlichen Leber entsprechende Bezirk ist auf den genannten Grenzkamm eingeschränkt. Der Blasengrund bleibt vom Vorderrande 1,5 cm entfernt. Der differentest bekannt gewordene Zustand ist auf Fig. 14 wiedergegeben. Der Verlauf der Grube ist ein schräger. Der Ausgang liegt rechts an der Pforte, das Ende aber links und vorn. Der Fundus vesicae felleae ragt über die Längsfurche nach links hinaus; er lagert sich in die Intestinalfläche des linken Stammlappens ein. Dabei ist die Gallenblase von einem Grenzwalle eingefasst, welcher ihrer linken

Wand anlagert, aber dem rechten Stammlappen zugehört. Derselbe ist ebenfalls nach links verschoben, und zwar so hochgradig, dass er über die Längsfurche hinaus mit freiem Ende sich vom linken Stammlappen abhebt. Die Verlagerung hat den zum linken Flügellappen umgestalteten Lebertheil zugleich der Brücke einverleibt, welche über die Längsfurche sich ausspannt. Besagter Flügellappen gehört dem rechten Stammlappen zu, da er in die vordere Wand der Pforte übergeht und hier rechts vom Lig. hepato-gastro-oesophageum lagert. Die Entfernung der Grube vom Vorder-
 rande beträgt nur 0,5 cm. An diesem Objekte ist ein auf den menschlichen Lobus quadratus zu beziehender Abschnitt ebenfalls nicht vorhanden. Ein freies Feld stellte sich rechts von der Gallenblasengrube ein.

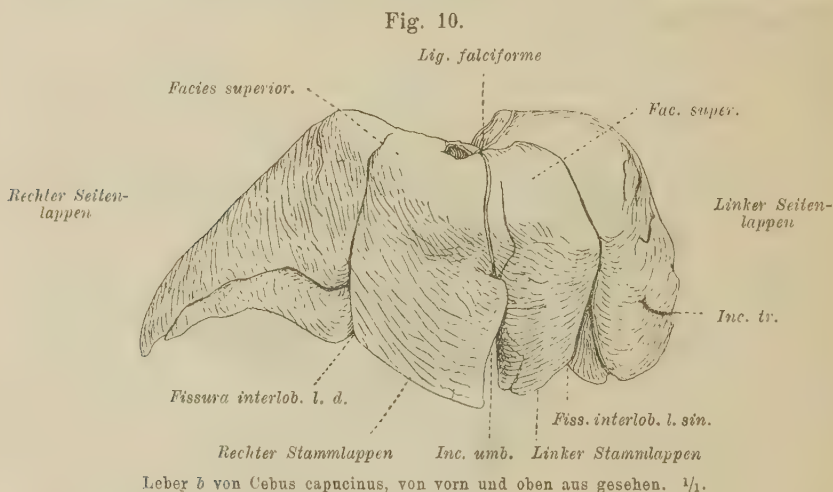
Fig. 9.

Leber *b* von *Cebus capucinus*, von unten aus gesehen. $\frac{1}{1}$.

Der vorgeführte Thatbestand bezeugt aufs Neue, dass die Lage der Gallenblase an der Säugethierleber keiner festen Regel unterworfen ist. Bei Halbaffen konnte sie in völliger Rechtslagerung (bei *Peridicticus* und *Mikrocebus*) angetroffen worden. Bei *Cebus* neigt die Ausdehnung der Gallenblase zur Abweichung nach links. Die Annahme des Bestandes eines Lobus quadratus ist bei *Cebus* hinfälliger Art. Der Name erhält dadurch nur einen geringen Werth in der vergleichenden Anatomie. Eben so werden alle von der *Cystis fellea* entnommenen Bezeichnungen, welche auf bestimmte Leberabschnitte angewendet werden, als nicht ganz günstig gewählte sich erweisen. Ein Ramus cysticus der Pfortader z. B. wird sich

an der Cebusleber nicht an die regionale Ausbreitung der Gallenblase zu halten brauchen, da mit dem Wechsel der letzteren kein Wechsel in der Lage des Pfortaderastes hat einzutreten brauchen.

Die Gallenblase erreicht bei Cebus an keinem Organ den Vorderrand der Leber. Das ist in so fern auffallend, als bei allen untersuchten Prosimiern das Gegentheil der Fall ist. Die Entfernung vom Vorderrande beträgt für Cebus 0,5 bis 1,5 Centimeter. Es kann sich hier wohl nicht um Zufälligkeiten handeln, selbst wenn die individuellen Schwankungen als noch größere sich ergeben sollten. Die Ursache für die Erscheinung bei Cebus indessen genauer anzugeben, ist schwierig, weil zu viele unbekannte Faktoren in Betracht kommen

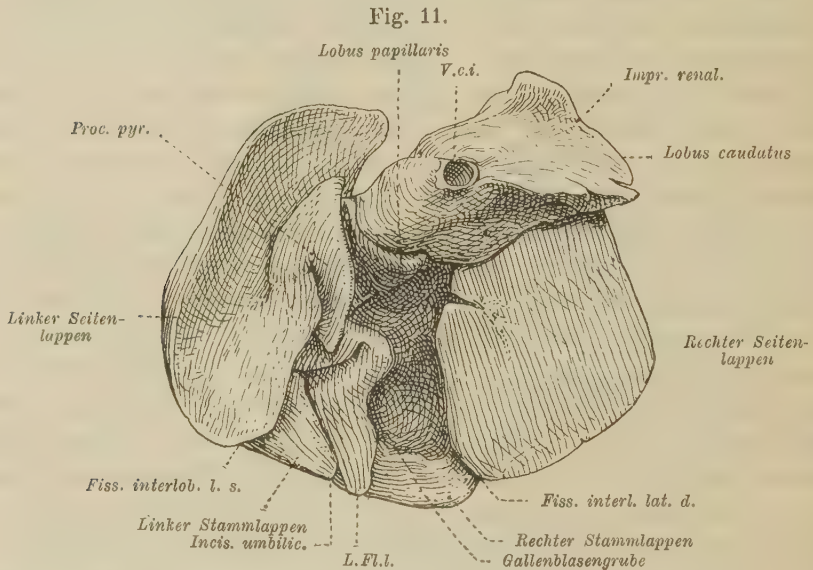


können. Immerhin sei angedeutet, dass die Thatsache der Entfernung vom Vorderrande der Leber bei Cebus sich vorfindet an einem einheitlicher und mehr scheibenförmig gewordenen Organe. Dieses besteht im Gegensatze zu der Prosimierleber, welche oft mit vielen herabhängenden Fortsätzen versehen ist und demgemäß einen relativ verminderten Stammlappentheil besitzt. An letzterem wird eine verhältnismäßig gleich große Gallenblase sich weiter hinaus schieben können. Hiermit soll aber nicht ausgesagt sein, dass andere ausgleichende Momente nicht zur Geltung kommen können, um eine derartige Wechselbeziehung wieder völlig aufzuheben. Die Breite der Gallenblase z. B. kann wechselwirkend deren geringere Längenausdehnung bestimmen. Ich gestehe zu, dass der Maßstab für eine strenge Beurtheilung hier nicht in unsern Händen ist.

Die Gallenblase ist bei *Cebus* nirgends sehr tief in die Lebermasse eingelagert. Bildungen, wie sie bei Halbaffen so häufig sich vorfanden, und welche durch völliges Umschlossen sein der Gallenblase durch Lebersubstanzen sich äußerten, fehlen bei *Cebus*. Wir heben auch hier zunächst nur die Thatsache hervor. Die Grube für die Gallenblase ist bei *Cebus* oft von scharfkantigen Rändern eingefasst. Diese lösen sich zuweilen stellenweise von ihrer Unterlage ab und nehmen dann die Lappengestalt an. Nur um ihnen eine Bezeichnung zu geben, heiße ich sie die Flügellappen der Gallenblase. Sie sind Produkte der sich verschieden ausdehnenden und der sich ins Leberparenchym einbettenden Gallenblase. Ein rechter Flügellappen ward in drei verschiedenen Zuständen an den untersuchten Organen aufgefunden. Diese Zustände sind auf den Figg. 9, 12 und 14 abgebildet. Der rechte Flügellappen der Fig. 9 erstreckt sich ventral vor dem Gallenblasengrunde nach links und gelangt als ein sich mehr und mehr verdünnender, horizontal gestellter Fortsatz über die vordere Längsfurche hinweg. Er lagert dem linken Stammlappen platt auf. Auf der Zeichnung ist er von letzterem etwas entfernt, da die Randflächen der vorderen Längsfurche von einander abgehoben worden sind. Auf Fig. 12 tritt rechts vorn ein Läppchen auf, welches horizontal gestellt ist und frei über den Gallenblasengrund nach hinten gerichtet ist, um spitz zu endigen. Auf Fig. 14 erscheint ein schmaler rechter Wulst. Er endigt vorn abgerundet. Nur das äußerste Ende läuft frei aus, während eine tiefere Furche sonst die Abgrenzung gegen den Stammlappen angiebt. Ein linker Flügellappen wird auf den Figg. 12, 9, 7, 11 und 14 in zwei verschiedenen Zuständen angetroffen. In drei Fällen liegen verschiedene Ausbildungsgrade einer und derselben Art des Lappens vor. Der erste, zweimal vertretene Zustand ist auf den Figg. 12 und 9 dargestellt. Ein dünner Substanzstreifen zieht sich auf Fig. 12 als Wall der Gallenblasengrube vorwärts bis zu deren Grunde. Hier ist der Streifen abgegliedert und fügt sich mit frontal abgestutzter Fläche dem Ventraltheile des rechten Stammlappens ein. Dorsal geht der Flügellappen aus der Brücke über der vorderen Längsfurche hervor. Ein weiter umgeändertes Verhalten besteht auf Fig. 9. Die Brücke über die Längsfurche ist unmittelbar vor der Pforte zur scharfen schmalen Leiste umgewandelt. Diese setzt sich gegen den linken Stammlappen in mehrere schüppchenförmige Bildungen fort, welche dem Lobus centralis sinister aufliegen. Dadurch,

dass die Gallenblase frei in die Längsfurche zu liegen kam, wurde der linke Flügellappen an Ausdehnung ansehnlich beschränkt.

Der einfachste Zustand der zweiten Art ist auf Fig. 7 erkennbar: Aus der Brücke über die Längsfurche sowie aus dem linken Grenzwalle der Grube setzt sich vorwärts ein allmählich sich freier abhebender und vorn spitz auslaufender Lappen ab. Der freie Fortsatz begrenzt links den Gallenblasengrund; er ist in die Längsfurche eingepasst, so dass er zugleich dem rechten und dem linken Stammlappen eine Fläche zukehrt. Ein abgeändertes Verhalten findet sich auf Fig. 11. Der links von der Gallenblasengrube befindliche Flächen-



theil ist als ein, von unten gesehen, dreieckiger Lappen abgehoben, dessen ventraler, abgesonderter Fortsatz bis zum Vorderrande der Leber vorgeschoben ist. Der Lappen ist auch hier in die Längsfurche eingelassen, so dass er dem rechten und linken Stammlappen sich anfügt. Die vor der Pforte liegende Basis des dreieckigen Gebildes biegt vor der Pforte von rechts her hakenförmig zur Brücke, welche über die vordere Längsfurche sich ausspannt, um. Der Lappen unterscheidet sich von demjenigen der Fig. 7 nur durch die schmale Vereinigung mit der Längsfurchenbrücke sowie durch die weitere Ausdehnung in ventraler Richtung.

Ein linker Flügellappen ist auf der Fig. 14 durch die Schräg-

stellung der Gallenblase stark nach links verschoben. Er ist mit der Brückenmasse über die Längsfurche verschmolzen und erstreckt sich über die Längsfurche zur Intestinalfläche des linken Stammlappens. Dorsal ist der Lappen mit dem letzteren vereinigt, und nur nach vorn hebt sich ein kleiner Fortsatz freier ab. Drei Kanten grenzen drei Flächen ab, deren eine gegen die Gallenblase gerichtet ist.

Der Stammlappen der zwei auf den Figg. 7 und 11 abgebildeten Objekte weist außer dem Flügelläppchen keinerlei Unebenheiten auf. An den anderen Objekten treten jedoch Einschnitte sekundärer Art und sogar selbständige Läppchen auf. Die auf den Figg. 9 und 10 abgebildete Leber zeigt Einschnitte am linken und rechten Abschnitte des Stammlappens. Rechts dringt ein quergestellter Einschnitt tief in das Parenchym von der Fovea vesicae felleae aus bis zur Fissura interlobaris lateralis dextra hinein (Fig. 9). Er ist sonst nirgends wieder angetroffen worden. Ein anderer Einschnitt beginnt an der Intestinalfläche, schneidet durch den ventralen Rand und setzt sich auf die vordere Fläche des Lobus centralis dexter fort (Figg. 9 und 10). Dieser Einschnitt fällt in eine sagittale Ebene. Am linken Stammlappen findet sich eine dem letzten Einschnitte entsprechende Bildung; sie ist jedoch an der Unterfläche ausgedehnter als an der vorderen Fläche der Leber. Durch die genannten Einschnitte wird je rechts und links von der Incisura venae umbilicalis ein Läppchen abgetrennt. Auf Fig. 10 ist ein Einschnitt erkennbar, welcher am höchsten Punkte der Incisura venae umbilicalis beginnt und aufwärts parallel dem Lig. falciforme von der Vorderfläche aus in den linken Stammlappen vordringt. Ein querer, nur wenig ausgedehnter Einschnitt, von der Incisura venae umbilicalis ausgehend, kommt dem rechten Stammlappen zu.

Ein schärfer abgesetztes, scheibenförmiges, aber kleines Läppchen des rechten Stammlappens tritt am Objekte der Fig. 9 auf. Es handelt sich um ein äußerst plattes Gebilde, welches der Intestinalfläche ansitzt. Die Basis ist dorsal-, der freie Rand ist ventralwärts gerichtet. Letzterer bleibt 0,3 vom Vorderrande und 0,2 cm von der Längsfurche entfernt. Eine kreisrunde Linie giebt auf der Figur das Läppchen an. Noch schärfer abgesetzte Läppchen sind am linken Stammlappen an den Objekten der Figg. 12 und 14 zur Entfaltung gekommen. Sie nehmen Antheil an der Gesamtform der Unterfläche der betreffenden Organe. Es handelt sich um zwei verschiedene Lappen, deren Stiele je am linken Stammlappen festsitzen. Der eine Lappen hat eine dorsale, der andere eine ven-

trale Lagerung. Sie sind auf den Figuren mit *d* und *v* bezeichnet. Der dorsale Lappen kommt beiden Lebern zu, der ventrale nur dem Organe der Fig. 12. Die dorsalen Lappen (*d*) beider Objekte sind einander gleichwerthig. Ursprung, Lage und Ausdehnung sprechen hierfür. Ihr Stiel liegt links von der Längsfurche. Die Ausdehnung vollzieht sich links vom Lig. hepato-gastricum. Die abwärts sich verbreiternden Lappen schieben sich zwischen den Lobus papillaris, den Lobus lateralis sinister und den linken Flügellappen der Gallenblase ein. Die Lappen besitzen demnach vier Flächen, von welchen drei als Kontaktflächen sich kennzeichnen, und eine an der Intestinalfläche der Leber Antheil hat. Der dorsale Lappen *d* ist auf der Fig. 12 mit einem sehr ansehnlichen freien Fortsatze ausgestattet. Der ihm entsprechende Theil ist auf Fig. 14 nur angedeutet. Er breitet sich in horizontaler Richtung nach rechts hin aus, hebt sich dabei frei über die Fossa venae umbilicalis hinweg, schmiegt sich der Unterfläche der Gallenblase an und umfasst dieselbe bis zum rechten Rande der Fossa vesicae felleae von unten her. Die Leber der Fig. 12 erhält durch den betreffenden nach Entfernung der Gallenblase frei schwebenden Lappen ein eigenartiges Aussehen. Der ventrale Lappen (*v*) des linken Stammlappens fügt sich dem dorsalen an (Fig. 12). Er zerfällt in mehrere kleine Abschnitte und schiebt sich, ventralwärts verschmälert, zwischen den dorsalen Lappen *d*, den linken Flügellappen der Gallenblase und den Lob. lateralis sinister ein. Dieser mehrfach gegliederte Lappen weist ebenfalls vier Flächen auf, von welchen drei an Nachbarlappen sich anschließen, eine Fläche aber frei nach unten gerichtet ist. Vor der Pforte hängt der Stiel des Lappens mit der Brücke über die Längsfurche zusammen.

An den Organen der Halbaffen sind Bildungen, welche mit den genannten Läppchen der Cebusleber vergleichbar wären, nicht aufgefunden worden.

Zweitens. Der rechte Seitenlappen ist übereinstimmend an allen Organen mit einer horizontal gestellten Fläche rechts in die Zwerchfellkuppel eingepasst. Die vorderen und seitlichen Wandflächen fallen steil (Figg. 6, 15) oder schräg (Fig. 10) ab. Die Intestinalfläche liegt auf den Figg. 9 und 14 in ganzer Ausdehnung frei zu Tage. Dieser Zustand ist ein ursprünglicher. Eine quere scharfe Leiste trennt die Fläche in die dorsal von ihr gelegene Impressio renalis und die ventrale Impressio duodeno-colica. Die Intestinalfläche ist in abgeänderter Weise von links nach rechts durch den Lobus caudatus überlagert und durch ihn in drei Abschnitte

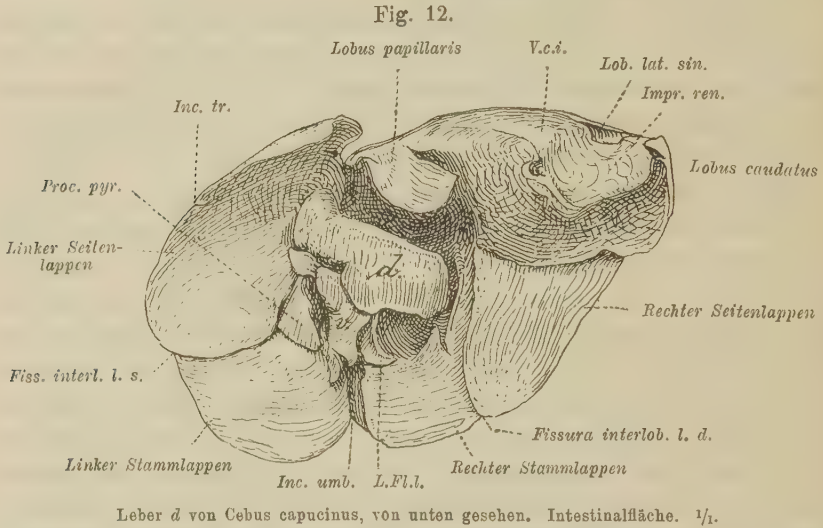
getheilt. Der hintere Abschnitt theiligt sich an der Impressio renalis. Er ist ziemlich ansehnlich auf Fig. 7; er ist klein auf Fig. 12 und durch die Ausdehnung des Caudallappens in dorsaler Richtung kaum bemerkbar. Der mittlere Flächenabschnitt berührt den Caudallappen, der vordere nimmt Darmschlingen auf.

Einschnitte dringen von der Intestinalfläche aus in den Lappen ein, und zwar auf der primitiven freien Fläche der Fig. 9 vor und hinter dem Querkamme, auf derjenigen der Fig. 14 nur ventralwärts vom Kamme. Der Einschnitt beginnt auf Fig. 14 rechts von der Pforte doppelt, wodurch ein Läppchen abgeschieden wird. Weiter rechts spaltet sich der Einschnitt nochmals. Ein feines längliches Läppchen wird so aufs Neue gebildet. Am ventralen Abschnitte der durch den Lobus caudatus dreigetheilten Intestinalfläche der Fig. 11 tritt der quere Einschnitt ebenfalls auf; er ist jedoch nur 0,6 cm lang. Seine Lage entspricht der Stelle der ventralen Einschnitte der Figg. 9 und 14. In seiner ventralen Verlängerung wird ein subseröses Gefäß angetroffen. Unter einander gleichartige Einschnitte finden sich außerdem auf den Figg. 10 und 15. Sie treten an der Vorderfläche des Lappens auf, an der Incisura interlobaris dextra beginnend. Der Einschnitt erstreckt sich auf Fig. 15 steil zum Vorderrande der Leber und greift von hier aus auf die Intestinalfläche über (Fig. 14). Er hält sich mehr in horizontaler Richtung auf der Fig. 10 und erreicht hier den Lebervorderrand erst weit lateralwärts. Das Übergreifen auf die Intestinalfläche ist unbedeutend. Die durch die Einschnitte abgesetzten Läppchen besitzen trotz ihrer sehr verschiedenen Gestalt, aber wegen der Übereinstimmung ihrer Lage einen Grad von Gleichwerthigkeit.

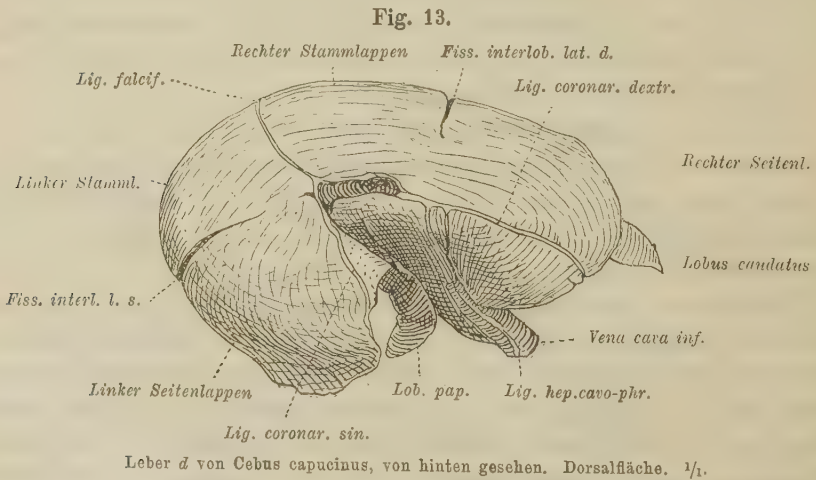
Für die aufgeführten Einschnitte und Läppchen können an der Leber der Halbaffen keine Äquivalente namhaft gemacht werden, so dass in ihnen zunächst nur Bildungen gesehen werden können, welche der Cebusleber zu eigen sind, oder bei ihr, so weit bekannt, zum ersten Male auftauchen.

Drittens. Der linke Seitenlappen bietet eine obere, in die Zwerchfellkuppel eingepasste Fläche dar, gegen welche eine ventrolaterale Fläche fast senkrecht abfällt. Die gegen die Kuppel des Zwerchfells links hinauftragende Fläche misst am Oberteile der Fig. 10 in dorso-ventraler Richtung 3,5 und in querer 1,3 cm. Sie bildet den linken Leberabschnitt dorsal und ventral. Ein gleiches Verhalten zeigt das Organ der Fig. 15. Der dorso-ventrale Durchmesser der Kuppelfläche beträgt ein Vielfaches von dem 0,8 cm

großen Querdurchmesser. Auch hier fällt der ganze linke Leberabschnitt dem Lobus lateralis sinister zu. Auf Fig. 6 besteht Ähnliches; jedoch ist die Kuppelfläche auf ein sehr geringes Maß beschränkt. Die Leber der Fig. 13 ist ventral von der Berührung mit



der Zwerchfellkuppel ausgeschlossen; sie besteht nur dorsal. Die Außenfläche des linken Seitenlappens zeigt einen dorsalen, einen



lateralen und einen ventralen Abschnitt an den Objekten der Figg. 9 und 11. Der ventrale Abschnitt ist auf Figg. 11 und 7 schmal;

er ist der Leber auf Fig. 12 völlig verloren gegangen, wo der Lappen sich auch aus der vorderen Hälfte der lateralen Außenfläche zurückgezogen hat. Wo der Lobus lateralis sinister einen größeren Antheil an der Bildung des vorderen Leberrandes hat, da ist auch sein Querdurchmesser ansehnlich (Fig. 14). Letzterer vermindert sich unter allmählicher Zuspitzung des Lappens in ventraler Richtung (vgl. Figg. 11 und 7). Am Objekte der Fig. 12 ist zu erkennen, wie der vordere zugespitzte Rand des linken Seitenlappens im queren Richtungsverlaufe etwa die Mitte der Intestinalfläche des Lobus centralis sinister schneidet.

Die Entfaltung des Lobus lateralis sinister in der ganzen dorso-ventralen Ausdehnung sowie in der Höhe der Leber ist das häufigere Vorkommnis und scheint für *Cebus* das normale zu sein. Darin liegt denn auch eine Übereinstimmung mit den bei fast allen Prosimiern aufgenommenen Befunden vor. *Lemur mongoz* allein verhält sich wie *Cebus* der Fig. 12.

Am linken Seitenlappen aller Organe tritt ein lappenartiger Fortsatz auf, welcher an den Abbildungen von unten her erkennbar wird. Er ist ein Auswuchs des rechten Lappenrandes zur Seite der Pforte. Er ist bei guter Entfaltung entweder nach rechts unter die Pforte oder nach vorn unter die Fossa venae umbilicalis hinausgeschoben. Er lehnt sich mit einer Dorsalfläche gegen den Lobus papillaris oder den dorsalen Lappen (*d*) des Lobus centralis sinister an. Im ersteren Falle schiebt sich das Ligamentum hepato-gastricum zwischen beide. Eine Fläche liegt dem linken Stammlappen und den rechts an ihn angrenzenden Abschnitten auf. Eine freie Fläche bildet einen Theil der Unterfläche der Leber. Die Form des lappenartigen Fortsatzes gleicht in der Regel einer dreikantigen Pyramide. Ich heiße den Fortsatz *Processus pyramidalis*. Seine Ausbildung bis zu einem sehr selbständigen Lobus pyramidalis ist an den verschiedenen Organen zu verfolgen. Dorsal vom Stiele des Fortsatzes oder Lappens gelangen die Gefäße zum linken Seitenlappen. Eintretende Gefäße und der an gleicher Stelle austretende Gallengang dürften mit der Abgliederung in Beziehung stehen. Die Lage des Lobus papillaris verbietet eine Ausdehnung nach rechts und hinten, so dass der Lobus pyramidalis niemals die Fossa ductus venosi überschreitet. Der linke Seitenlappen wird durch den *Processus pyramidalis* stets in einen dorsalen und einen ventralen Bezirk geschieden.

Die verschiedenen Entwicklungsstufen sind die folgenden: 1) Auf der Fig. 7 ist der *Processus pyramidalis* hinten durch einen queren

Einschnitt, ventral durch eine kleine sagittal gestellte Einkerbung abgesetzt. Das Verbindungsstück des Fortsatzes mit dem Stammappen bleibt breit. Die Intestinalfläche bleibt beiden gemeinsam. 2) Auf Fig. 14 ist der sagittale Einschnitt bedeutend länger. In den Querspalt legt sich das dorsale Lättchen (*d*) des Lobus centralis sinister ein. Der Processus pyramidalis läuft ventralwärts spitz aus. Eine sekundäre Abspaltung erscheint als flaches, auf dem Lobus centralis sinister lagerndes Lättchen. Die dorsale Fläche des Processus pyramidalis lehnt sich dem Lättchen (*d*) an. 3) Auf Fig. 11 hat der hintere Einschnitt eine sagittale Stellung angenommen; er dringt ventralwärts in den Lobus lateralis sinister vor. Der vordere sagittale Einschnitt hingegen dringt dorsalwärts ein, überragt in dieser Richtung das Vorderende des hinteren Einschnittes und befindet sich zugleich rechts von demselben. Der dadurch abgesetzte Lappen erscheint hakenförmig gekrümmt. Von der schmalen Verbindungsbrücke erstreckt er sich rückwärts und schiebt dann einen dreikantigen, spitz endigenden Theil ventralwärts vor. Die Anlagerung an den Lobus papillaris vollzieht sich längs der ganzen Fossa ductus venosi. 4) Man vergleiche die Fig. 9. Die hintere Einkerbung liegt quer, die vordere sagittal. Beide bleiben von einander durch eine Substanzinsel von nur 0,5 cm Länge getrennt. Der Lappen gewinnt dadurch größere Freiheit, welche durch die ansehnliche Größe noch stärker hervortritt. Die Spitze der dreikantigen Pyramide ist nach rechts bis zum Ende der Pforte ausgedehnt. Letztere ist von unten her durch den Lappen verdeckt. Die Dorsalfläche ist der Ventralwand des ansehnlichen Lobus papillaris eng angelagert. Die Intestinalfläche ist schräg gegen diejenige des ganzen Organs gestellt. Ihr ist die Regio pylorica des Magens aufgelagert. 5) Auf Fig. 12 zeigt der Lobus pyramidalis den höchsten Grad der Selbständigkeit. Er bietet eine breite Basis dar, welche gegen den linken Seitenlappen gewendet ist, und eine Spitze, die nach vorn sieht. Drei Flächen sind scharf gegen einander abgesetzt; die obere Fläche berührt den Lobus centralis sinister. Vom Lobus papillaris ist er durch das Lättchengewirr, welches an dieser Leber angetroffen wird, abgeschieden.

Die Einkerbungen, welche am linken Seitenlappen auftreten, sind verschiedenartige. Sie kehren aber z. Th. als gleichartige an einigen Lebern wieder. 1) Eine quere Einkerbung wird auf der Fig. 9 als Incis. transversa erkennbar; sie ist die Fortsetzung des hinteren Einschnittes für den Lob. pyramidalis. Sie schneidet in den lateralen linken Lappenrand ein und wird dadurch auch auf der linken Außenfläche

sichtbar (Fig. 10). Der Einschnitt ist ansehnlich. Auf Fig. 14 schneidet eine quergestellte Kerbe tief in den lateralen linken Lappenrand ein und dringt bis auf die untere und auf die äußere Fläche etwa gleich weit vor. Dieser Querspalt entspricht der Lage nach dem linken Abschnitt der Incisura transversa der Fig. 9. Auch auf der Fig. 12 wird ein Randeinschnitt bemerkbar, welcher aber etwas mehr dorsalwärts gelagert ist als derjenige auf Fig. 14. Die Verschiebung könnte mit der ventralen Rückbildung des Lobus lateralis sinister im Zusammenhange stehen. 2) Eine an drei Organen an gleichen Stellen je wiederkehrende Einkerbung geht von der Wandfläche der Fossa ductus venosi aus. Sie schneidet in sagittaler Richtung dorsalwärts ein, um auf diese Weise ein hakenförmiges, ventralwärts frei vorspringendes Läppchen abzuschneiden. Es ist klein auf Fig. 14, etwas länger auf der Fig. 9. Als spitzer, freier gegen den Lobus papillaris vorspringender Fortsatz tritt eine entsprechende Bildung auf der Fig. 7 auf. 3) Die auf den Figg. 9 und 10 abgebildete Leber trägt am Ventraltheile des Lobus lateralis sinister einen tief eindringenden, sagittalen Spalt. Derselbe dehnt sich vom Vorder- rande der Leber 1,3 cm weit über die Unterfläche aus; er zieht sich über die vordere Außenfläche hinauf und endigt an der Wandfläche der Fissura interlobaris sinistra. Ein Läppchen wird durch die Einkerbung abgetrennt, welches keilförmig in die Fissura interlobaris sinistra sich einschiebt und hier die Berührung mit dem Lobus centralis sinister übernimmt. Etwas diesem Thatbestande Ähnliches ist bei Cebus sonst nicht beobachtet worden. Wir suchen auch vergeblich nach homologen Dingen bei Halbaffen. 4) Über die laterale Außenfläche des linken Seitenlappens der Fig. 10 ziehen drei verschieden lange Einschnitte in horizontaler Richtung. Der der Kuppe meist genäherte Einschnitt ist 1 cm lang und untief; der tiefer gelegene ist 1,5 cm und der tiefst befindliche etwa 2,5 cm lang. Der letztere verläuft wellig und theils zackig; er ist zugleich der ausgeprägteste. Es handelt sich auch hier um einen Einzelbefund.

Der linke Abschnitt des Ligamentum coronarium hält eine steile Verlaufsrichtung auf der Fig. 13 inne. Er bildet mit dem Ligamentum falciforme und dem Ligamentum hepato-cavo-phrenicum einen Winkel von etwa 20 Graden. Dies entspricht einem Verhalten, welches an die ganz ursprünglichen Zustände bei den Prosimiern anknüpft (vgl. pag. 540 des Aufsatzes über Halbaffen). Das linke Kranzband der auf Fig. 8 dargestellten Leber bildet mit dem Ligamentum falciforme ungefähr einen rechten Winkel und ist demgemäß

etwa horizontal gestellt. Es löst sich vom Ligamentum falciforme in der Höhe der Fovea ductus venosi los und gelangt zum dorsalen unteren Lappenrande. Dieses Verhalten entspricht einem Zustande, welcher als Folgeerscheinung der Umgestaltung der Gesamtleber eine Breitenzunahme derselben auf Kosten deren Höhe zur Schau trägt (vgl. pag. 542, Aufsatz Halbaffen).

Viertens. Die Fissurae interlobares laterales sind naturgemäß in jeder Beziehung abhängig von den Lappen, welche durch sie abgeschieden werden. Rechts und links kommen die Spalten in mehr horizontale oder in mehr sagittale Ebenen zu liegen. Die linke Fissura interlobaris z. B. ist steilen Verlaufes, sobald der Lobus lateralis sinister breit in die Zwerchfellkuppel hineinragt (vgl. Figg. 15, 10). Sie liegt mehr horizontal, wenn der linke Seitenlappen die Theiligung an der Bildung der Kuppenfläche eingebüßt hat (vgl. Figg. 6 und 8). Ähnliches trifft auch für die rechte Seitenspalte zu, wenschon das Volum des rechten Stammlappens weniger wechselt als dasjenige des linken, wodurch beständigere Verhältnisse gegeben sind.

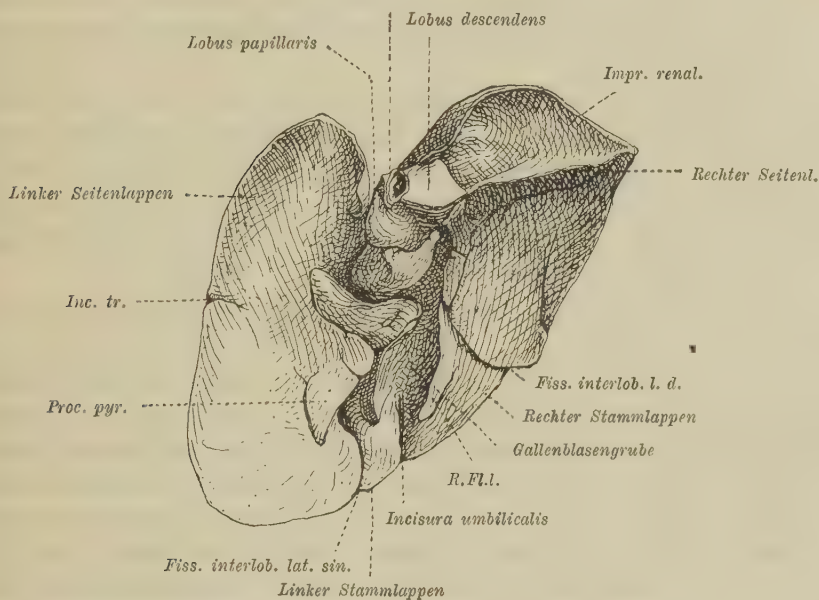
Fünftens. Der Lobus dorsalis bleibt wie bei den Prosimiern von der unteren Hohlvene durchsetzt und ist demgemäß ein Lobus venae cavae. Er hat sich aber bis zur Höhe der Intestinalfläche der Leber zurückgezogen und hat dem zufolge die Eigenschaften eines Lobus descendens eingebüßt, wenschon er der Hohlvene immerhin noch eine Strecke weit in caudaler Richtung folgt. Der Dorsallappen ist an allen untersuchten Organen in zwei Abschnitte geschieden, erstens in den von der Hohlvene durchsetzten Abschnitt, welcher je nach Form und Ausdehnung als Lobus descendens oder als Lobus caudatus vorgeführt werden soll, und zweitens in einen links sich anfügenden Abschnitt. Dieser grenzt links an die Fossa ductus venosi. Er stellt die dorsale Wandung der Pforte her. Er ist der Rest des bei manchen Prosimiern und niederen Säugethieren ansehnlichen und in den Netzbeutel hineinragenden Lobus omentalis. Er wird als Lobus papillaris beschrieben werden, da er im Processus papillaris der menschlichen Leber seine gleichwerthige Bildung findet. Der Lobus dorsalis wird in zwei sehr verschiedenen Zuständen angetroffen, welche durch die schwächere Ausbildung als Lobus descendens und durch die ansehnliche Ausbildung als Lobus caudatus gegeben sind. Ist der Lobus caudatus als ansehnlicher Lappen vorhanden, so kann der Lobus papillaris an Volum erhebliche Einbuße erleiden.

1) Lobus papillaris. Die ihn vom Lobus descendens s. caudatus

trennende Spalte dringt in der Regel bis zur Kuppenfläche empor. Der Lappen bildet in ganzer Ausdehnung die dorsale Wandung der Pforte. Hinter der Pforte ist seine Basis mit dem Lobus centralis dexter verschmolzen. Er reicht stets bis zur Dorsalfläche der Leber, wo er die Impressio vertebralis bildet. Er passt sich dem Lobus

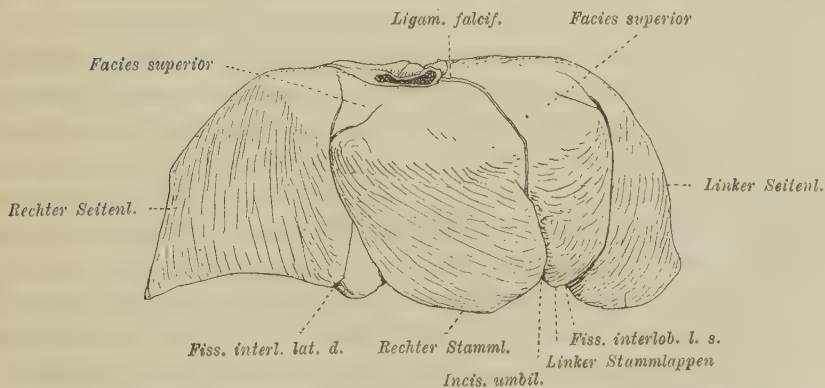
Fig. 14.

V.c.t.



Leber *e* von *Cebus capucinus*, von unten gesehen. Intestinalfläche. $\frac{1}{1}$.

Fig. 15.



Leber *e* von *Cebus capucinus*, von vorn und oben her gesehen. Facies antero-superior. $\frac{1}{1}$.

lateralis sinister an, von welchem ihn das dünne Ligamentum hepato-gastricum naturgemäß trennt. Nach rechts oder nach rechts hinten fügt er sich dem zum Lobus descendens oder Lobus caudatus ausgebildeten Abschnitte ein. Der Lobus papillaris bietet dar:

a. eine dorsale, freie Fläche, welche von oben nach unten und vorn schräg abfällt. Sie lehnt sich der hinteren Bauchhöhlenwand, dem Zwerchfelle, an;

b. eine vordere, steile Wand, welche senkrecht zur Leberpforte gestellt ist. Sie kann sich in eine nach rechts gekehrte Wandstrecke fortsetzen (Figg. 9, 12);

c. eine linke Berührungsfläche. Sie wendet sich gegen den Lobus lateralis sinister und setzt sich in eine ventrale Fläche fort, deren Anlagerung gegen den Processus pyramidalis auf Figg. 9 und 7, gegen den Fortsatz *d* des Lobus centralis sinister auf Figg. 12 und 14 zu erkennen ist. Diese linke Fläche geht in der Regel unmittelbar in die vordere Fläche über;

d. eine rechte oder rechte hintere Fläche, welche dem Lobus descendens anlagert.

Die dorsale Fläche ist abwärts gegen die linke, die rechte und gegen die vordere Fläche durch scharfe Leisten abgesetzt. Diese sind wieder nach der verschiedenen Gestaltung der Flächen verschieden geformt. Auf Figg. 9 und 12 werden zwei nahezu quer-gestellte Leisten, welche als ventrale und dorsale auftreten, rechts durch einen scharfen sagittalen Kamm verbunden. Auf Figg. 7 und 14 sind die beiden Querleisten zu einer Kante verschmolzen, welche rechts gegen den Lobus descendens in eine Spitze ausläuft. Zu dieser sind verfolgbar die dorsale, die ventrale und die rechte Fläche. Die Leiste ist auf Fig. 7 quergestellt, ist schräg gerichtet auf Fig. 14.

Der Lobus papillaris ist am Objekte der Fig. 11 äußerst reducirt. Dies hat sich unter wechselseitiger Ausbildung des Lobus caudatus vollzogen. Der Lobus papillaris ist eingeklemmt zwischen letzterem und dem Lobus lateralis sinister. Seine dorsale Fläche hat an Breite am meisten eingebüßt; sie erhebt sich kammartig und gebogen von hinten nach vorn und rechts. Aber auch hier hat der Lappen die Dorsalbegrenzung der Pforte bewahrt. Die rechte, die linke und die vordere Fläche bleiben deutlichst unterscheidbar.

2) Der rechte Abschnitt des Lobus dorsalis ist an allen Organen scharf gegen den Lobus papillaris abgesetzt. Er tritt in zwei verschiedenartigen Zuständen auf. Zweimal gruppirt er sich als Lobus descendens in ursprünglicher Art um die Hohlvene (Figg. 9 und 14).

Dreimal hat er einen mächtigen, rechts-lateralen Fortsatz getrieben (Figg. 7, 11, 12) und sich zu einem Lobus caudatus umgewandelt.

a. Zustand als Lobus descendens. Die Hohlvene zieht etwa durch die Mitte des Lappens, welcher auf Fig. 14 verhältnismäßig weit herabsteigt. Die unterste Lappenspitze entfernt sich beckenwärts etwa 1,5 cm von der Intestinalfläche der Leber. An die linke Wand der Cava inferior schließt sich ein linker, scharfkantig auslaufender Fortsatz an. An Stelle des letzteren findet sich auf Fig. 9 nur noch eine scheidenförmige Substanzlamelle. Rechts von der Hohlvene läuft der Lappen in eine dreikantige Pyramide aus. Die nach abwärts gerichtete Basis ist ausgehöhlt und nimmt Antheil an der Bildung der Impressio renalis. Die dorsale Fläche der Hohlvene ist von dem frei absteigenden Lobus descendens nicht umfasst. Auf sie greift von oben her das Ligamentum coronarium hepatis direkt über und stellt ein Ligamentum hepato-cavo-phrenicum her.

b. Der Zustand als Lobus caudatus ist durch die Rechtsausdehnung bis zum lateralen Leberrande sowie durch die Nachahmung der Form gekennzeichnet, welche der Lobus lateralis dexter innehält, wenn er nicht vom Lobus caudatus überlagert wird (Figg. 9, 14). Der Lobus caudatus wird in gleicher Weise wie ein ursprünglicher Lobus descendens von der Hohlvene durchsetzt. Die Trennung in den links und den rechts von der Cava inferior liegenden Abschnitt blieb erhalten auf der Fig. 7; sie ist nur noch angedeutet auf den Figg. 11 und 12, und zwar dadurch, dass die Dorsalwandung der Hohlvene von Leberparenchym unbedeckt geblieben ist. Das Ligamentum coronarium verläuft an allen drei Objekten zur Dorsalwand der Hohlvene herab und bildet ein Ligamentum hepato-cavo-phrenicum, eben so wie im Zustande der Fig. 3. Eine bemerkenswerthe Abweichung stellt sich am Objekte der Fig. 12 ein. Das seröse Doppelblatt dehnt sich hier von der Hohlvene aus nach vorn und rechts hin bis zu derjenigen Querleiste aus, welche die Impressio renalis vorn begrenzt. Da der Lobus caudatus ein nach rechts ausgedehnter Lobus descendens ist, bei diesem aber das seröse Doppelblatt an der Hohlvene endigt, so darf dessen Ausdehnung auf Fig. 12 sehr wohl als ein Ausgezogensein während jener Lappenvergrößerung aufgefasst werden. Außer kleinen, bisher nicht erwähnten Einkerbungen, welche am Lobus caudatus bemerkt werden, bietet dieser nichts dar, was nicht in den obigen Berichten über ihn bereits hervorgehoben ist.

Es fällt auf, dass zwischen dem Befunde *a* und *b* kein Zwischen-

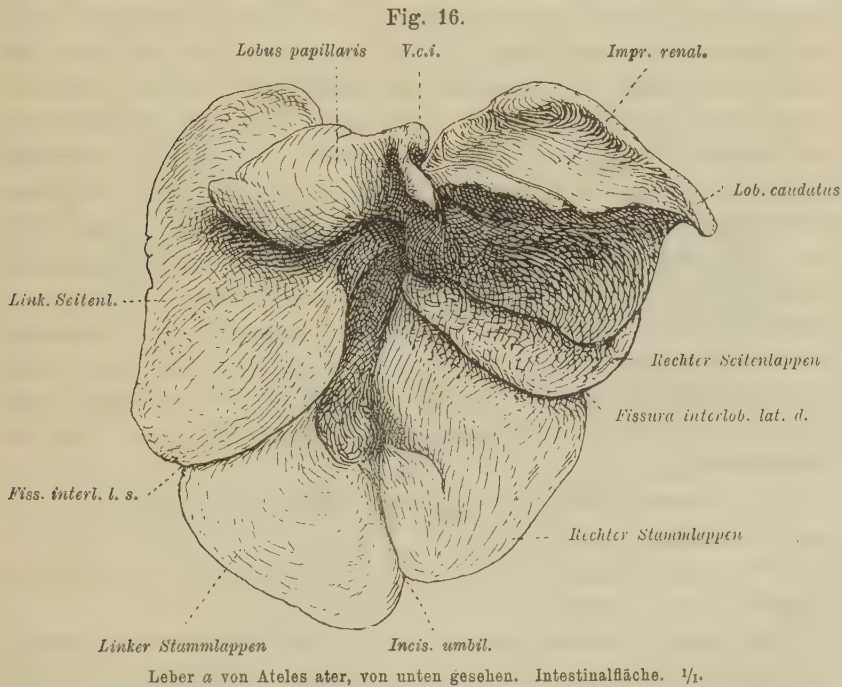
zustand sich vorfindet, dass die scharf geprägte Form vielmehr entweder allein durch den Lobus lateralis dexter oder allein durch den Lobus caudatus gebildet wird. Wir begnügen uns vorläufig mit der Thatsache, dass der an die rechte Niere angrenzende Abschnitt der Leber bei *Cebus* stets wie aus einem Gusse sich darstellt.

b. Leber von *Ateles ater*.

Lappen der Leber.

Erstens. Stammlappen. Der rechte Abschnitt ist der ansehnlichere; er ist an beiden Objekten durch eine offene Längsfurche an der Intestinalfläche vom linken Abschnitte getrennt. Die Incisura venae umbilicalis ist gut ausgeprägt. Sie schneidet einmal etwa 1,3 cm, das andere Mal 3,2 cm in die Vorderfläche ein. Die Hohlvene verlässt die Leber dorsal vom rechten Stammlappenabschnitte, rechts vom Ende des Lig. suspensorium falciforme. Der scharfe vordere Rand beider Abschnitte ist an beiden Objekten (Figg. 16, 17) konvex nach unten, und in diesem Sinne hochgradiger als an den Organen von *Cebus* gestaltet. Das Lig. venae umbilicalis liegt im Grunde einer offenen Längsfurche. Eine obere Fläche, welche in die Kuppel des Zwerchfells eingepasst war, setzt sich allmählich in eine vordere Fläche fort, welche senkrecht zur Kuppelfläche gestellt ist. Bei *Cebus* war der Übergang beider Theile der Facies antero-superior weniger vermittelt. Die Unterfläche ist größtentheils von den beiden Seitenlappen bedeckt. Diejenige des rechten Stammlappens zeigt eine quer von der Längsfurche aus verlaufende Einkerbung auf Fig. 16. Die Gallenblasengrube geht an beiden Organen rechts von der Pforte aus; sie dehnt sich auf Fig. 17 sofort nach links hin aus, lagert ventral von der Pforte und erstreckt sich weiterhin parallel der Längsfurche ventralwärts, um in diese nahe der Incisura venae umbilicalis sich einzusenken. Eine scharfe Substanzleiste trennt die Gallenblase von der Hauptlängsfurche. Vom Vorderrande der Grube dringt ein Einschnitt gegen die Incisura venae umbilicalis vor. Es liegt die Andeutung einer Lappenbildung vor. Dieser Zustand entspricht etwa dem auf den Figg. 7 oder 9 von *Cebus* entnommenen Befunden. Die Gallenblase erstreckt sich auf Fig. 16 sofort nach vorn und links. Sie lagert sich in die Längsfurche und in großer Ausdehnung in den linken Stammlappen ein. Bei dem Kreuzen der Hauptlängsfurche ist die Gallenblase vom Lig. venae umbilicalis bedeckt; sie liegt also zwischen dem letzteren und dem Boden der Furche. Der Blasengrund bleibt am linken Seiten-

lappen weit vom Vorderrande der Leber entfernt. Der vorliegende Befund stellt den höchsten Grad von wahrgenommener Linksverlagerung der Gallenblase dar. Nicht einmal das auf Fig. 14 von *Cebus* abgebildete Verhalten reicht hier heran. Die Organe von *Cebus* und *Ateles* zeigen also, dass die Gallenblase auf den linken Centrallappen verlagert sein kann. Dass es sich um die Verlagerung der Gallenblase als eines und desselben Organs handelt, beweist erstens der jedesmal anzutreffende Ausgangspunkt der Gallenblase



rechts von der Leberpforte aus, beweisen zweitens die verschiedenen Übergangszustände. Einschnitte in den Stammlappen sekundärer Art, durch sie abgesetzte Läppchen oder selbständigere Fortsatzbildungen fehlen an der *Ateles*-leber fast ganz. Die Flächen sind glatt. Darin liegt ein sehr großer Unterschied zwischen ihr und der Leber von *Cebus*. Nur auf Fig. 16 wird an der Intestinalfläche des rechten Stammlappens ein von der Längsfurche ausgehender und quer nach rechts ziehender Einschnitt erkennbar. An der entsprechenden Stelle der Fig. 17 erscheint eine seichte Vertiefung, in welche ein venöses Gefäß eingelassen ist. Der Einschnitt

könnte demjenigen bei *Cebus*, welcher auf Fig. 9 abgebildet ist, entsprechen.

Es ist schlechterdings unmöglich, am rechten Stammlappen der *Ateles*-Leber einen Lobus quadratus abzugrenzen.

Zweitens. Rechter Seitenlappen. Er theilhaft sich an der Bildung der horizontalen Kuppelfläche (*Facies superior*), und zwar in einer Querausdehnung von 2,5 cm an der Leber der Fig. 17. Die dorso-ventrale Ausdehnung ist nur um Weniges geringer. Die Fläche geht ventralwärts allmählich in die steil abfallende *Facies ventralis* über. Die Intestinalfläche ist an beiden Organen glatt, und leicht gewölbt auf Fig. 17. Sie liegt vorn frei zu Tage, ist hinten durch den Lobus caudatus von unten her bedeckt. Letzterer dehnt sich so weit dorsalwärts aus, dass er den Lobus lateralis dexter vom dorsalen Leberrande völlig ausschließt. Der Befund entspricht den von *Cebus* auf den Figg. 7, 11 und 12 abgebildeten Zuständen. Der vordere scharfe Rand ist auf Fig. 17 stark gekrümmt und hilft den seitlichen Leberrand aufbauen. Der Vorderrand des Lappens gelangt auf Fig. 16 nicht zum Vorderrande der Leber. Der Lappen bildet nur lateral einen Theil des freien Leberrandes. Mit stumpfem Höcker drängt sich der Lobus lateralis dexter an die rechte Nische der Leberpforte (Figg. 16, 17) heran. Bei der Ansicht von unten zeigt der Lappen auf Fig. 17 eine zungenförmige Gestalt. Die Spitze ist ventralwärts gerichtet.

Die Fissura lateralis dextra zieht schräg von rechts oben nach links und unten.

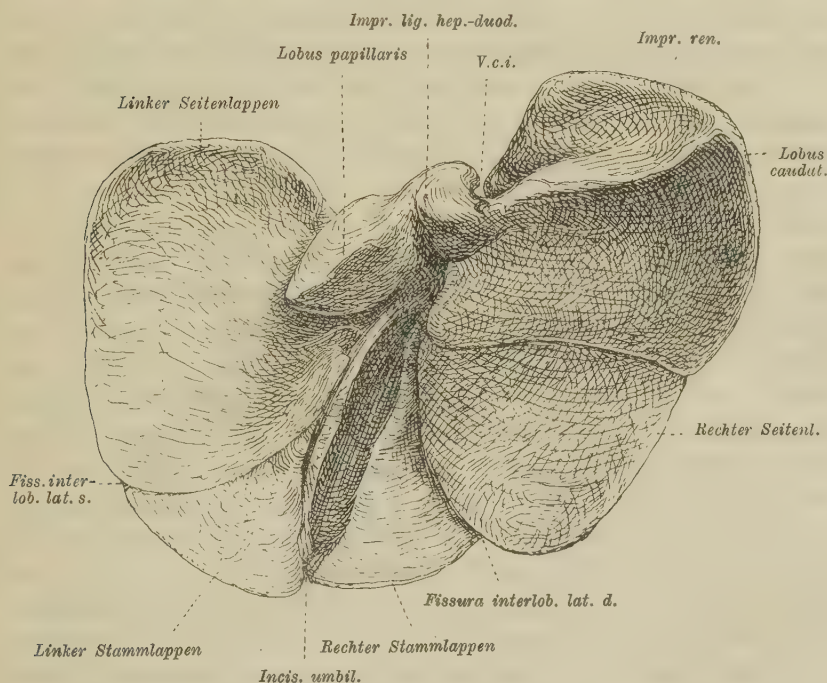
Dem Lappen fehlen bei *Ateles* jegliche Einschnitte und sekundäre Läppchen oder Fortsätze.

Der rechte Schenkel des Lig. coronarium zieht über die dorsale Lappenfläche hinweg (Fig. 4). Das rechte Blatt dieser serösen Duplikatur entfernt sich vom linken Blatte; es gelangt in horizontaler Richtung zur Spalte zwischen Lobus lateralis dexter und Lobus caudatus. Es verläuft von hier in einiger Entfernung von der Hohlvene steil abwärts. Hierdurch stellt sich an der Dorsalfläche eine von der Serosa nicht überzogene Strecke ein. Das betreffende Feld ist auf der Fig. 4 punktiert dargestellt. Ein solches Verhalten ist neu, ist weder bei Halbaffen noch bei *Cebus* angetroffen worden. Es knüpft an Zustände an, welche bei höher stehenden Primatenformen Regelmäßigkeiten sind. Die Bedeutung beruht in dem hierdurch erzielten, festeren Anschluss der Leber an die hintere Bauchhöhlenwandung.

Drittens. Linker Seitenlappen. Die obere Fläche ragt in

die Kuppel des Zwerchfells hinein; sie fällt in die Horizontalebene. Sie fällt zur Facies lateralis sanft ab. Eine dorsale, äußerst schmale Fläche ist durch einen scharfen Rand gegen die Intestinalfläche abgesetzt. Diese bietet eine Impressio gastrica und ein gegen die Pforte gerichtetes Tuber omentale dar. Letzteres ist nur leicht gewölbt. Der dorso-ventrale Durchmesser ist auf Fig. 16 beinahe doppelt so groß wie der transversale. Der Thatbestand ist auf Fig. 17 ein etwas anderer: Der dorsale und laterale scharfe Rand grenzen hier

Fig. 17.



Leber δ von *Ateles ater*, von unten gesehen. Intestinalfläche. $\frac{1}{1}$.

die Leber ab. Der ventrale Rand, welcher in den linken fortgesetzt ist, liegt dem Lobus centralis sinister auf. Der an der Cebusleber konstante Processus pyramidalis ist auf Fig. 17 nur angedeutet. Man erkennt ihn links von der Pforte als winzigen stumpfen Fortsatz. Der Lobus papillaris bildet dessen Nachbarschaft; er lehnt sich auf Fig. 17 dem Lobus lateralis sinister eng an und dehnt sich auf Fig. 16 über die Fossa ductus venosi weit nach links hin über die untere Lappenfläche aus.

Der kleine Schenkel des Lig. (s. auch die in voriger Abbildung) und bildet mit dem Lig. Schilberum.

Der leistungsfähige Muskel ist zweierlei: einerseits bildet er die Ligamentum Schilberum, andererseits bildet er die Ligamentum Schilberum.

Der vordere Schenkel des Lig. (s. auch die in voriger Abbildung) und bildet mit dem Lig. Schilberum.

Der vordere Schenkel des Lig. (s. auch die in voriger Abbildung) und bildet mit dem Lig. Schilberum.

Der vordere Schenkel des Lig. (s. auch die in voriger Abbildung) und bildet mit dem Lig. Schilberum.

Hann. der scharfe Bulien.

auf Fig. 17 entfaltet. Die Flächen sind an beiden Objekten ziemlich gleichartig. Die dorsale untere Fläche ist grubenförmig durch die rechte Niere und Nebenniere, die ventrale untere Fläche ist durch die Einlagerung von Darmschlingen gestaltet. Die obere Fläche ist plan durch die Anlagerung an den rechten Seitenlappen. Die Spalte zwischen Lobus caudatus und Lobus lateralis dexter dringt von rechts her, vorn bis an die Pforte und hinten bis in die Nähe der Hohlvene, ein.

Die starke Ausbildung des Lobus caudatus zu einem rechten dorsalen Lappen scheint bei Ateles die Regel zu sein. P. RATHKE fand wenigstens ein gleiches Verhalten bei Ateles pentadactylus. Er beurtheilt den Befund in zutreffender Weise, indem er den an Größe mit dem rechten lateralen Lappen wetteifernden Abschnitt als stark entwickelten Lobus caudatus bezeichnet (l. c. pag. 16).

Die Beziehungen des Lig. coronarium dextrum zum Lobus caudatus sind bereits oben genauer dargestellt worden (pag. 51 und 53). Hier ist noch hinzuzufügen, dass der peritoneale Strang, welcher von der Vorderfläche der unteren Hohlvene zum Grenzkamme der Unterflächen des Lobus caudatus sich erstreckt, am Objekte der Fig. 17 beinahe bis zum rechten Kammende verfolgt werden kann. Der peritoneale Strang gelangte beim Bestehen eines »Lobus descendens« zu dessen unterer Spitze. Er ist durch die Rechtsausdehnung des Lappens strangförmig ausgezogen worden.

Der »Lobus caudatus« übertrifft bei Ateles an Mächtigkeit andere Hauptlappen; er hat durch seine ansehnliche, rechte Verbreiterung die Eigenschaften eines »geschweiften« Lappens verloren. Ein Lobus descendens ist er auch nicht mehr. Er bleibt durch seine Lage ein Abschnitt des Lobus dorsalis, durch seine Beziehungen zur Hohlvene ein Lobus venae cavae. Er ist durch die Art seiner Ausdehnung ein Lobus dorsalis transversus geworden.

Morphologische Streitfragen.

1. Nervus trochlearis.

2. Rabl's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage.

Von

Max Fürbringer.

Im Juli und November 1901 sind von DOHRN und RABL zwei Arbeiten erschienen, die neben ihrer Hauptaufgabe, die sachliche Kenntnis zu fördern, vorwiegend eine polemische Tendenz gegen die GEGENBAUR'sche Forschungsrichtung verfolgen. Insbesondere macht RABL's Veröffentlichung den Eindruck, als ob sie GEGENBAUR und seiner Schule womöglich den Garaus machen wolle.

Die Abhandlung oder vielmehr die Abhandlungen DOHRN's (1901) bilden die Fortsetzung seiner Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, deren letzte (17. Studie) 1891 veröffentlicht wurde, und enthalten die 18. bis 21. Studie, von denen Studie 18 thatsächlich über die Occipitalsomiten bei verschiedenen Selachier-Embryonen, Studie 19 über den Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen, Studie 20 über die SCHWANN'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung, und Studie 21 theoretisch über Occipitalsomite und Vagus, sowie den Kompetenzkonflikt zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie handeln. Die in diesen Studien — und den in ihnen zugleich angekündigten nächsten Studien — niedergelegte Arbeit kann somit auf eine langjährige, wenn auch mit Unterbrechungen verbundene Forschung zurückblicken, und in der That ist die Fülle der Untersuchungen an einem so reichen und mannigfachen Material von Selachier-Embryonen, wie es bisher noch von Niemand bearbeitet worden ist, und der gewonnenen, durch zahlreiche ausgezeichnete Abbildungen illustrierten Resultate eine solche, dass man ihnen — auch wenn man mit dem Inhalt nur zum Theil einverstanden ist —

gern jede Anerkennung zollen wird. Auch hebe ich gern hervor, dass DOHRN dieses Mal GEGENBAUR's Arbeiten betreffend von einem epochemachenden Anfange der Umgestaltung des Problems (der Kopfbildung) zu seiner gegenwärtigen Gestalt spricht (pag. 198) und auch BRAUS' und meinen Arbeiten eine freundliche Note ertheilt (pag. 3, 191), — freilich, um gleich darauf um so schärfer gegen uns Drei zu Felde zu ziehen. So weit hier persönliche Gefühle — selbstverständlich gegenüber der Sache ein ganz untergeordnetes Moment — eine Rolle spielen, gebe ich willig zu, dass DOHRN von GEGENBAUR und mir scharf und bestimmt geantwortet wurde, allerdings erst, nachdem er mit zu seinen damaligen Leistungen in zu schroffem Widerspruche stehenden Prätionen hervorgetreten war und gegen GEGENBAUR eine Sprache geführt hatte, wie sie meines Wissens bisher in der morphologischen Litteratur noch nicht gehört worden war.

RABL's Abhandlung (1901) theilt uns seine »Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten« mit. Sie ist von geringerem Umfange und Inhalte als die DOHRN'sche, besitzt aber vor dieser, so weit die Polemik hierbei in Frage kommt, den Vorzug der Einheitlichkeit, indem sie von Anfang bis zu Ende in der gleichen Weise gegen GEGENBAUR, seine Schule und seine Methode zu Felde zieht.

Auf den specielleren Inhalt der Abhandlungen DOHRN's schon jetzt einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; dies um so mehr nicht, als DOHRN in denselben zwei weitere Arbeiten ankündigt, welche die Fortsetzung des jetzt von ihm Gesagten bilden und auch in der hier zu behandelnden Trochlearisfrage erst die eingehende Darlegung seiner neuen Resultate enthalten werden. Ganz an ihnen vorbeizugehen, erscheint indessen, wie namentlich die folgenden Ausführungen über den Nervus trochlearis und das Schlusswort dieser Erwiderung zeigen werden, nicht statthaft und nicht möglich.

Vorzugsweise werde ich mich aber zu RABL wenden und Einiges über den Nervus trochlearis, sowie über RABL's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage sagen.

I. Nervus trochlearis.

In den spino-occipitalen Nerven (1897, pag. 681/82 und pag. 704/5) hatte ich über den eigenthümlichen dorsalen resp. ultradorsalen Aus-

tritt des N. trochlearis mich geäußert und einem Gedankengange zur eventuellen Erklärung dieses Verhaltens Ausdruck gegeben.

Mit diesem beschäftigen sich DOHRN und RABL.

DOHRN unterwirft denselben in seiner 21. Studie (1901, pag. 234 bis 240) nach einer mit zahlreichen, selbst doppelten und dreifachen Frage- und Ausrufungszeichen von ihm geschmückten Wiedergabe meiner bezüglichen Worte von 1897 seiner Kritik und richtet an mich vier Fragen, die er von mir beantwortet zu sehen erwartet, falls ich die Prätensionen rechtfertigen wolle, die ich als Vertreter der vergleichenden Anatomie — nicht Morphologie, wie ich es zu nennen beliebe . . . — den Ontogenetikern gegenüber . . . erhebe. Selbstverständlich könne von meiner wunderbaren Doktrin . . . keine Rede sein, und der Versuch, auch hier einen eben so unmöglichen wie völlig überflüssigen cänogenetischen Vorgang zu konstruieren, sei gänzlich verunglückt. Die eingehende Darlegung seiner neuen Resultate behalte er sich für seine nächste Publikation vor, welche sich mit dem Vorderkopf und in ganz besonderer Weise mit der Muskulatur des Auges und ihrem Zustandekommen beschäftigen werde¹.

RABL (1901) findet zu seiner Kritik meiner Trochlearisansicht Gelegenheit in seinen GEGENBAUR gewidmeten »historisch-kritischen Bemerkungen zur Archipterygiumtheorie«. Mitten in der abfälligen Besprechung der bezüglichen GEGENBAUR'schen Arbeiten bemerkt er (pag. 528—530):

»Der Fehler der GEGENBAUR'schen Methode haftet auch seiner Schule an. Physiologische und entwicklungsgeschichtliche Erwägungen spielen auch bei ihr, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle. Aber auch dann, wenn solche Erwägungen vorgebracht werden, sind sie gewöhnlich der Art, dass es besser wäre, wenn sie gar nicht zu Papier gebracht worden wären. Ich will ein Beispiel für viele hierher setzen.«

Hierauf folgt eine theilweise Wiedergabe meiner bezüglichen Ausführungen (1897, pag. 681/82), wobei unter Berufung auf OBERSTEINER's Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane im gesunden und kranken Zustande; 3. Aufl., Wien 1896, pag. 395 erwähnt wird, dass die totale Trochleariskreuzung noch nicht ganz feststehe, und endlich der RABL'sche Schlusspassus:

¹ Hinsichtlich des ausführlichen Wortlautes verweise ich auf pag. 239 und 240 der 21. Studie DOHRN's.

»Der etwas umständliche Satz (FÜRBRINGER's) sagt also der Hauptsache nach aus: der *M. obliquus superior* sei ursprünglich ein Muskel des Parietalauges gewesen; mit dem Schwunde dieses Auges sei der rechte Muskel zum linken, der linke zum rechten paarigen Auge gewandert; in Folge dessen treten noch heute die *Nervi trochleares* an der dorsalen Seite des Gehirns aus und ihre Wurzelfasern erfahren eine totale Kreuzung. — Wesentlich dieselben Argumente würden zu dem Schlusse führen, dass die totale Opticuskreuzung dadurch entstanden sei, dass einmal das rechte Auge nach links und das linke nach rechts gewandert sei; die partielle aber dadurch, dass die beiden Augen nach zurückgelegter Wanderung wieder auf ihren ursprünglichen Platz zurückgekehrt seien. FÜRBRINGER nennt seinen Erklärungsversuch eine — ‚Idee‘, ja ‚ein Programm für künftige Untersuchungen‘!« —

Nun kann ich hinsichtlich meiner von beiden Autoren vorgenommenen »wunderbaren Doktrin« resp. »sehr merkwürdigen Betrachtung« das Folgende mittheilen.

Im Schlusstheil meiner Abhandlung über die spino-occipitalen Nerven (1897) hatte ich mich auch zu einer kurzen und summarischen Vergleichung der Gehirn- und Spinalnerven gewendet und am Eingange derselben bemerkt (pag. 663): »Es würde gänzlich außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fallen, wenn ich auf die überreiche diesbezügliche Litteratur ausführlich einginge. Die folgenden anspruchslosen Bemerkungen sollen diese nur streifen und sehen überhaupt von einer gründlichen Behandlung der Frage ab.« Dabei war ich auch zu einer so zu sagen aus der Vogelperspektive vorgenommenen Besprechung des Augenmuskelnerven (wobei auch DOHRN's diesbezügliche Untersuchungen erwähnt wurden, pag. 671 f.) gekommen, und hatte hier meinen Gedanken über den *Nervus trochlearis* kurz skizzirend mitgetheilt, wobei ich mit den Worten schloss (pag. 682): »Selbstverständlich will dieser Versuch einer Erklärung nur eine Idee, ein Programm für künftige Untersuchungen sein; doch glaube ich, dass diese mit der Thatsache der peripherischen Überkreuzung der beiden *Nn. trochleares* und der Ausbildung der *Mm. obliqui superiores* aus dem somitischen Material der Gegenseite zu rechnen haben werden.« — Dass ich sonach mit meiner diesbezüglichen Mittheilung gerade keine Prätension verband, leuchtet wohl eben so ein, wie dass ich mit den Worten »Idee« und »Programm für künftige Untersuchungen« nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauche bloß einen Gedanken oder Einfall und nicht mehr als eine

Einladung zur eventuellen Berücksichtigung bei wirklichen späteren Untersuchungen ausdrückte. Natürlich war ich aber dabei überzeugt — und bin es vorläufig noch —, dass mein Erklärungsversuch auf möglicher Grundlage ruhe und Wahrscheinlichkeit für sich habe, sowie dass die peripherische Überkreuzung der Nn. trochleares eine Thatsache sei; anderenfalls würde ich gewiss nicht auf ihn gekommen sein und würde ihn nicht veröffentlicht haben.

Wie das wohl vielen Autoren so geht, hätte ich nachträglich gern gewünscht, dass dieser oder jener Gedanke in dem ganzen, zugleich unter nicht geringem Hochdrucke¹ geschriebenen Schlussheil meiner Abhandlung und so auch in dem Passus über den Nervus trochlearis und den Musc. obliquus superior etwas eingehender und genauer präcisirt und der eine oder andere Satz etwas anders formulirt worden wäre, — aber, wenn ich auch meinen diesen Nerven und seinen Muskel betreffenden Bemerkungen nur bedingten Werth beimesse, so denke ich doch nicht daran, dieses Produkt meiner Feder jetzt zu verleugnen. Und nachdem über die Augenmuskeln und ihre Nerven, namentlich auch von ontogenetischer Seite², so viele Ideen und Untersuchungsbefunde, zum Theil unter der Behauptung, dass hier unzweifelhafte, zweifellos feststehende Thatsachen vorlägen (DOHRN), veröffentlicht worden waren, die danach als recht zweifelhaft erfunden wurden oder sich völlig verflüchtigten, so durfte es wohl erlaubt sein, unter der genauen Kennzeichnung, dass es sich hier bloß um eine Idee handle, eine Ansicht mitzutheilen, die ja doch nur die Absicht hatte, die Forschung auf eine Seite der Frage zu lenken, die meiner Ansicht nach bisher nicht genügend berücksichtigt worden war.

Jetzt aber macht es mir viel Spaß zu sehen, wie dieser bescheidene Gedanke von DOHRN und RABL in den Mittelpunkt ihres Interesses gestellt wurde, wie der Erstere ihn zum Gradmesser der »modernsten Methode der vergleichenden Anatomie« und ihrer Prätensionen, der Letztere, der sich zugleich als höchster Richter

¹ Es handelte sich um die Festschrift zum 70. Geburtstag von GEGENBAUR und um eine Verzögerung in dem Erscheinen des ganzen 3. Bandes derselben durch meine Schuld zufolge einer langdauernden, nicht leichten Erkrankung, die während der Niederschrift des Schlussabschnittes noch nicht abgelaufen war.

² Über den Antheil DOHRN's und RABL's an diesen Arbeiten siehe weiter unten (s. pag. 93 ff. und sub 4. Ontogenetische Arbeiten über die Augenmuskelnerven und Augenmuskeln).

in physiologischen Fragen zu fühlen scheint¹, ihn zum Paradigma für die physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen der GEGENBAUR'schen Schule erhoben.

DOHRN wurde auf natürlichem Wege durch den von ihm behandelten Stoff zur Beschäftigung mit mir geführt. RABL dagegen exekutirt von seinem ganz entlegenen Gebiete, dem der Extremitätenfrage, den ganz unvermittelten hohen Sprung zu meiner Trochlearisansicht, — macht also, wie man im gewöhnlichen Leben und in der Studentensprache sagt, einen richtigen Anfall aus dem Handgelenk.

Große und schöne Aufgaben rechtfertigen außerordentliche Mittel. Es handelte sich für RABL darum, der wissenschaftlichen Welt recht schnell die ganze Jämmerlichkeit der GEGENBAUR'schen Schule — die in ihrer Haltung zur Archipterygiumtheorie als zu einer gläubigen Sekte heruntergekommen dargestellt wird² — im Speciellen und im Allgemeinen an einem recht schlagenden Beispiele darzuthun, gleichviel, wo das hergenommen wurde. —

Ich will DOHRN und RABL die Antwort nicht schuldig bleiben und dabei zugleich Anlass nehmen, meinen Gedankengang über den Nervus trochlearis und seinen Muskel genauer auszuführen, denn die Würdigung seitens dieser beiden Autoren zeigt mir, dass die kurze Fassung von 1897 ihnen Gelegenheit gab, diesen Gedankengang so auszudeuten und zu beleuchten, dass er als eine ganz unsinnige Leistung erscheinen muss. Damit ein Jeder im Stande sei, sich in dieser Frage ein eigenes Urtheil zu bilden, werde ich sie mit allen elementaren Grundlagen entwickeln, wobei ich zugleich die neueren, nament-

¹ Amüsant ist es, dem Urtheile RABL's (dass es besser wäre, wenn meine und die anderen Erwägungen der GEGENBAUR'schen Schule gar nicht zu Papiere gebracht worden wären) die Meinung eines Physiologen von Fach gegenüber zu stellen. GASKELL (1900, p. 508) schreibt von meinem bezüglichen Erklärungsversuche: »Next comes the question of the superior oblique muscle and the trochlearis nerve. Why does this nerve alone of all the nerves in the body take the peculiar position it always does take? The only suggestion that I know of which sounds reasonable and worth consideration is that put forward by FÜRBRINGER, which is an elaboration of the original suggestion of HOFFMANN.«

² Vgl. RABL (1901, pag. 499): »Nachdem alle Forscher, die nicht zur Schule GEGENBAUR's gehören, sich von diesem Glaubensartikel« (der Ableitung der pentadaktylen Extremität vom Archipterygium) »losgesagt haben, ist die Theorie zu einer Schulmeinung herabgesunken, der nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma irgend einer gläubigen Sekte.« — Die meisten dieser Epitheta scheinen fast DOHRN (1901) entlehnt zu sein; »Glaubensartikel«, »Glaube«, »Aberglaube« etc. sind auch bei Diesem die beliebten Termini, wo es gilt, die GEGENBAUR'sche Schule zu kennzeichnen.

lich ontogenetischen Angaben seit 1897 berücksichtige. Den mehr orientirten Leser bitte ich dieserhalb um freundliche Entschuldigung.

1. Einige Richtigstellungen betreffend Rabl's Wiedergabe meiner Angaben von 1897.

In seiner Wiedergabe, Verdeutlichung und Beurtheilung meines Passus über den Nervus trochlearis und Musc. obliquus superior passiren RABL einige Inkorrekttheiten (1901, pag. 529, 530), die ich zunächst richtig stellen möchte.

1) RABL sagt: »FÜRBRINGER schreibt ‚ultradorsal‘« und schiebt mir damit das Verdienst zu, Erfinder und Gewährsmann dieses Ausdruckes zu sein. Leider kann ich dasselbe nicht auf mich nehmen, da diese Bezeichnung — wie jedem Morphologen bekannt ist, wie der Herr Referent über die Metamerie des Wirbelthierkopfes und der Kopfnerven (RABL, 1892) hätte wissen müssen, und wie ich außerdem in den spino-occipitalen Nerven wenige Seiten vor dem von RABL citirten Satze ausdrücklich angegeben habe (1897, pag. 670) — von HIS (1887, pag. 424) herrührt. Ich habe den Terminus »ultradorsal« aber gern übernommen, weil ich ihn für einen glücklich gewählten hielt, und ich halte ihn noch dafür.

2) RABL beschließt sein Citat über mich mit den Worten: »FÜRBRINGER nennt seinen Erklärungsversuch eine — ‚Idee‘, ja, ‚ein Programm für künftige Untersuchungen!‘«, während ich an der angezogenen Stelle (pag. 682): »Selbstverständlich will dieser Versuch der Erklärung nur eine Idee, ein Programm für künftige Untersuchungen sein« gesagt habe, — eine formell gering erscheinende, sachlich aber nicht so leicht wiegende Nuancirung RABL's, denn in dem auszugsweisen Citate RABL's kommt eine ganz erhebliche Prä-tension meinerseits zum Ausdruck, während ich im Originale, wie bereits oben mitgetheilt (pag. 88), ohne jeden besonderen Anspruch bloß einen Gedanken oder Einfall (Idee) und eine Einladung (Programm) zur Berücksichtigung desselben bei künftigen Untersuchungen zu Papiere brachte.

3) Im Originale meiner Darstellung (pag. 681) hatte ich einen alten paarigen Muskel des Parietalauges angenommen, der zum Ausgangspunkte für aberrative, in das antimere Gebiet übergreifende neue Muskelelemente (Muskelneubildungen) für die paarigen Augen wurde, während er selbst zur Rückbildung gelangte. Auf der gleichen Seite hatte ich ihn in Anm. 3 als Stammvater des M. obli-

quus superior bezeichnet. RABL, in seinem Bemühen meinen umständlichen Satz lesbar zu gestalten, macht daraus, dass nach meiner Ansicht der gleiche Muskel, der *M. obliquus superior*, ursprünglich der Muskel des Parietalauges gewesen, dann aber unter Überwanderung zum Muskel des paarigen Auges geworden, und schiebt mir damit einen mehr als eigenthümlichen Gedankengang und eine Aussage unter, die mir selbstverständlich gänzlich fern gelegen haben.

Ich danke RABL sehr für seine freundlichen Zuschreibungen und Verbesserungen meiner Gedanken und Ausdrücke, möchte es aber bei meiner alten mangelhaften Fassung bewenden lassen.

2. Zusammenstellung und Beurtheilung verschiedener Erklärungsversuche für den dorsalen resp. ultradorsalen Austritt des Nervus trochlearis.

Die merkwürdige Erscheinung des dorsalen Austrittes des N. trochlearis aus dem Gehirn hat seit alter Zeit die Anatomen und Physiologen beschäftigt. Zwei Eigenthümlichkeiten verbinden sich hier: 1) der Abgang eines motorischen Nerven von ähnlichen Eigenschaften wie die Nn. oculomotorius und abducens an diametral entgegengesetzter Stelle, von der Dorsalkante des centralen Nervensystems (dorsaler Abgang), 2) die Bildung einer dorsal von der Centralhöhle des Gehirnrohres befindlichen Kreuzung der beiden Nn. trochleares am Austritte, Chiasma trochleare, wodurch die Fasern des rechten N. trochlearis zum linken Musc. obliquus superior und die des linken Nerven zum rechten Muskel gelangen (ultradorsaler Abgang).

Auf den dorsalen Abgang ist fast in allen Veröffentlichungen, die über den N. trochlearis handeln, als auf eine große Besonderheit dieses Nerven hingewiesen worden; das dorsale Chiasma und der ultradorsale Austritt wurde weniger berücksichtigt und von einer geringeren Anzahl von Autoren hervorgehoben.

Die meisten Morphologen und Physiologen haben sich mit der Konstatirung dieses Verhaltens begnügt, einige haben Erklärungsversuche mitgetheilt¹. Diese bewegen sich namentlich in drei Rich-

¹ Von diesen Erklärungsversuchen habe ich die vor 1897 größtentheils schon in den Spino-occipitalen Nerven (1897, pag. 676 f., pag. 681) angeführt und zum Theil kurz besprochen.

tungen: 1) die Einen führen die Eigenthümlichkeit des dorsalen Abganges des N. trochlearis und, so weit berücksichtigt, die dorsale Trochleariskreuzung auf centrale Konfigurationen innerhalb des Gehirns zurück,

2) Andere erblicken in der nahen Nachbarschaft oder Zugehörigkeit zu einstmals dorsal mit dem Gehirn verbundenen Nerven oder Ganglienzellen die Ursache der dorsalen Lage des N. trochlearis,

3) noch Andere suchen die Erklärung des dorsalen und ultra-dorsalen Austrittes in der Relation zu seinen in ursprünglicher dorsaler Lage angenommenen Endorganen.

a. Erklärungsversuche durch intracerebrale Vorgänge.

Zu dieser Richtung gehören die Erklärungsversuche von HIS, VAN WIJHE, RABL e. p., MARTIN, KÖLLIKER, DOHRN e. p., HALLER und NEAL.

HIS (1888, pag. 366) glaubte die Eigenthümlichkeit des Verlaufes des N. trochlearis vielleicht auf die starke Abplattung des Gehirnrohres im Isthmusbereiche zurückführen zu können, welche einer sagittalen Richtung der faserbildenden Zellen und der von ihnen ausgehenden Achsencylinder günstig sein muss.

VAN WIJHE (1886, pag. 679) nahm an, dass der Trochlearis ursprünglich wie der N. oculomotorius und andere ventral-motorische Nerven einen ventralen Abgang vom Gehirn gehabt habe, dass aber das Anwachsen des Vorderstranges zur Olive und zu der nach dem Corpus quadrigeminum verlaufenden Schleife die einst ventral abgehende Trochleariswurzel über die Schleife zu ihrem dorsalen Austritte geführt habe.

RABL (1889, pag. 221) umgekehrt glaubte aus einer Reihe von Beobachtungen an Selachiern, Vögeln und Säugethieren zu schließen, dass die Oculomotoriuswurzel, die Anfangs eben so wie die des Trochlearis aus der dorsalen Kante des Mittelhirns austreten musste, aus dieser Lage allmählich durch die Ausbildung der Pedunculusbahnen verdrängt und an die ventrale Seite verschoben wird.

Diese drei Autoren haben somit den dorsalen, weniger den ultra-dorsalen Austritt des N. trochlearis bei ihren Erklärungsversuchen im Auge.

MARTIN (1890, pag. 344f., 389f.), dem KÖLLIKER (1896, pag. 308f.) folgt, behandelt vorwiegend die Entstehung der dorsalen Kreuzung des Trochlearis bei Katzenembryonen. Danach besitzen die Nn.

oculomotorius und trochlearis in den jüngsten beobachteten Stadien eine gemeinschaftliche dorsale und ventrale Wurzel. Erstere steht im Verband mit der Neuralleiste und bildet sich später zurück. Letztere beginnt mit einer Reihe Neuroblasten, deren Nervenfortsätze ventro-lateral gerichtet sind, längs der ganzen Höhe der Seitenwand des Mittelhirnventrikels, wobei ihr ventraler Theil dem Oculomotorius, ihr dorsaler (im Gebiete der dorsalen Mittellinie schon bei dem frühesten beobachteten Stadium mit der Gegenseite etwas gekreuzter) Theil dem Trochlearis entspricht. Nach und nach rücken aber die Neuroblasten beider Nerven weiter aus einander, bis die des Oculomotorius in die ventrale, die des Trochlearis in die dorsale Lage gekommen sind, und nun beginnt bei dem Trochlearis über die dorsale Mittellinie (Commissur) hinweg eine Vermehrung und weitere Kreuzung der Neuroblasten in das Gebiet der anderen Seite hinein, über welchen Vorgang indessen, eben so wenig wie über das Schicksal der ursprünglichen ungekreuzten Trochlearisfasern abschließende Beobachtungen mitgetheilt werden konnten¹. MARTIN lässt offen, ob sie sich durch Verbindung mit den Neuroblasten der anderen Seite auch in gekreuzte verwandeln oder ob sie später von den massenhaft zugenommenen gekreuzten vollständig verdeckt werden. Jedenfalls ist nach ihm die dorsale Trochleariskreuzung eine centrale und den centralen, ventral vom Ventrikelhohlraum befindlichen Kreuzungen der anderen Hirnnerven gleich zu setzen. KÖLLIKER (1896, pag. 308 f.) ist die Lücke in den MARTIN'schen Beobachtungen nicht entgangen und er vermag die dorsal und ventral vom Ventrikelhohlraum stattfindenden Kreuzungen nicht ohne Weiteres zu vergleichen. Er nimmt als möglich an, dass die von Anfang an dorsal in der Mittellinie gelegenen Neuroblasten in das Gebiet der Gegenseite hinübergewandert seien, da an ein Überwandern der Bildungszellen von rechts nach links und umgekehrt doch wohl kaum zu denken sei, und vergleicht diese Trochlearis-Neuroblasten den Nervenzellen, die LENHOSSÉK und RAMON Y CAJAL aus den Ventralhörnern des Rückenmarkes in die sensibeln Wurzeln übertreten sahen. Auch DOHRN (1901, pag. 240) kann mit Rücksicht auf die Trochleariskreuzung hier angeführt werden. Er giebt in vorläufiger Mittheilung an, dass der Trochlearis (wie er im Wesent-

¹ HIS (1888, pag. 365, 366) fand bei einem menschlichen Embryo von fünf Wochen die dorsale Kreuzung und die antimere Lage des Trochleariskernes bereits ausgebildet. MINOT (1894, pag. 660) ist geneigt, auf Grund der Beobachtungen MARTIN's eine Wanderung der Neuroblasten auf die andere Seite anzunehmen.

lichen nach FRORIEP bestätigen könne) aus isolirten Elementen der Ganglienleiste hervorgehe, dass er von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hineinwachse und dabei in die Zellen des anderen Antimers hinübergreife, wodurch, wie MARTIN ganz richtig bemerke, eine centrale Kreuzung seiner Fasern entstehe.

HALLER (1898, pag. 519, 520) hebt die große Eigenthümlichkeit der dorsalen Kreuzung eines motorischen Nerven hervor und findet auch in dem Verhalten des Rückenmarkes keine Erklärung dafür. Es könne nur an Möglichkeiten gedacht werden, entweder, dass es sich um Neubildungen innerhalb des Trochlearisgebietes handle, oder, dass ursprünglich bestandene motorisch-dorsale Kreuzungen bei der Differenzirung des Gehirns sich an einer Stelle noch erhalten hätten, bei der Differenzirung des Rückenmarks aber in demselben aufgehoben wurden. Hinsichtlich der genaueren Anführung dieser Möglichkeiten verweise ich auf HALLER's Text, der sich durch eben so viel Umsicht wie Vorsicht dieser schwierigen Frage gegenüber kennzeichnet.

NEAL (1898, pag. 236, 237, Anm. 1) findet, wie mir scheint in theilweisem Anklange an HIS, in der direktesten d. h. geraden Richtung des Nervenfaserwachstums von den Neuroblasten her und in dem durch die Koordination der beiden Seiten gewonnenen physiologischen Nutzen die Ursachen der Trochleariskreuzung. Ich füge seine bezügliche Ausführung wörtlich bei: »The explanation for this dorsal chiasma may be sought in some physiological advantage in coördination gained, but it may also be seen that in case the dorsal exit of fibres were of physiological advantage, it would be easy for the fibres to cross each other in growth, since the direction of their growth would thereby be unchanged. I assume that it is easier for a nerve fibre to grow in a direct line than to bend back and reverse the direction of its growth. The possibility even of a primary connection of muscle and nerve appears to me excluded in the case of the musc. obliq. sup. and the trochlearis.

Zu einem Theile dieser Erklärungsversuche habe ich mich bereits in den Spino-occipitalen Nerven geäußert (1897, pag. 681).

Ich bin gewiss der Ansicht, dass ein Theil der Lageveränderungen und Differenzirungen im centralen Nervensystem durch die Korrelationen zu den nachbarlichen Bahnen und Ganglien, sowie das Vor- oder Zurücktreten dieses oder jenes centralen Systems bestimmt

wird; den Hauptfaktor für alle diese Umwandlungen suche ich aber in dem Verhalten und den Anpassungen der peripheren Gebilde (Endorgane), mit welchen die centralen Theile durch die peripheren Nerven in Verband stehen.

Danach kann ich in der von HIS angegebenen Abplattung des Gehirnrohres im Isthmusbereiche nicht den eigentlichen Grund für den ultradorsalen Abgang des Trochlearis und die durch seine eigenthümliche Verlaufsrichtung bedingte Stellung seiner Neuroblasten erblicken.

Die Erklärungsversuche von VAN WIJHE und RABL erregen mehr Interesse durch den diametralen Widerspruch in den Angaben der beiden Embryologen von Namen. VAN WIJHE tritt für einen ursprünglich ventralen Abgang nicht nur des N. oculomotorius, sondern auch des N. trochlearis ein; RABL dagegen findet oder erschließt vielmehr, ähnlich wie MARSHALL (1878, pag. 24 f.) vor ihm gethan, dass beide Nerven, auch der Oculomotorius, Anfangs von der Dorsalkante des Mittelhirns abgegangen seien. Und nun lässt VAN WIJHE den Trochlearis durch die hohe Entfaltung centraler langer Bahnen dorsalwärts, RABL hingegen durch die entsprechende Ursache den Oculomotorius ventralwärts gedrängt werden. VAN WIJHE fußte hierbei auf älteren Angaben von HYRTL und HEITZMANN, welche als irrig erwiesen sind; für RABL ist die Ausbildung der Pedunculusbahnen der Faktor, welcher die beiden ursprünglich gleichlaufenden Nervenwurzeln aus einander drängte und den Oculomotorius von der Dorsalkante des Gehirns an dessen ventralen Boden verlagerte. Mag man nun die »Pedunculusbahnen« im alten REIL'schen Sinne (also Alles, was unter der dorsalen Region der Corpora bigemina liegt, enthaltend) oder nach der üblichen neueren Nomenklatur (lediglich der Basis pedunculorum entsprechend) auffassen, so bleibt mir die RABL'sche Erklärung gleich unverständlich. Im ersteren Falle begreife ich nicht, wie die gesammte Mittelhirnbasis mit Pedunculi, Schleife und allen anderen Komponenten der Haube sich zwischen die Wurzeln der beiden Augenmuskelnerven hätte drängen können und müssen; im letzteren Falle muss aber ein solcher direkter Einfluss der speciellen Pedunculusbahnen auf die fast ausschließlich in der Haube gelegenen Kerne und Wurzelfasern des N. oculomotorius als unmöglich erscheinen und erfährt auch durch den größtentheils lateral von den Pyramiden stattfindenden Austritt des N. abducens seine Beleuchtung. Ähnlich wie mir wird es wohl jedem anderen Anatomen und Neurologen ergangen sein. Es wäre ein verdienstliches Werk von RABL, wenn er die Resultate seiner Beobachtungen und

Überlegungen von 1889 in ausführlicherer und besser verständlicher Weise mittheilen wollte.

Zu MARTIN's gewiss sehr anerkennenswerthen Beobachtungen habe ich zu bemerken, dass dieselben nach des Untersuchers eigener Angabe noch keine erschöpfenden und abschließenden sind. Seine Anhänger, MINOT, v. KÖLLIKER und DOHRN, gehen in der specielleren Ausführung und Ergänzung der noch ungeklärten Stelle seiner Untersuchung sehr aus einander: KÖLLIKER beschränkt den intracerebralen Wanderungsprocess der centralen Neuroblasten des Trochleariskernes auf die in der dorsalen Mittellinie liegenden (die bei den bisher beobachteten jüngsten Stadien schon gekreuzt beobachtet wurden); MINOT scheint für eine ausgedehntere centrale Wanderung der Neuroblasten von der einen Seite auf die andere auf dem Wege der dorsalen Mittellinie einzutreten; DOHRN lässt den N. trochlearis — ob in Gestalt von Nervenzellen oder von Nervenfasern, wird in seiner vorläufigen kurzen Mittheilung nicht gesagt — von der Peripherie in das Nervenrohr einwachsen und in diesem in die Zellen des anderen Antimers hinübergreifen, verspricht aber eine genauere Darlegung des äußerst complicirten Vorganges; die Kreuzung sei jedenfalls eine centrale. Ich enthalte mich daher auch bis zum Erscheinen dieser Veröffentlichung DOHRN's einer Beurtheilung seiner Angaben. Mit v. KÖLLIKER aber vermag ich schwer daran zu glauben, dass die zuerst direkt neben den Oculomotoriuskernen gelegenen Trochleariskerne beider Seiten sich von den ersteren derart trennten, dass sie zum schließlich überwiegenden Theile durch die dorsale Commissur hindurch auf die andere Seite wanderten, um sich nun an die Oculomotoriuskerne der antimeren Seiten anzuschließen. Wozu dieses sich kreuzende Wandern und dieses Vertauschen der Plätze, und zwar durch die dorsale Wand des Gehirnrohres hindurch, während alle anderen centralen Kreuzungen motorischer Wurzeln im Rückenmark und Gehirn, auch die der Oculomotoriuswurzeln, die ventral vom Hohlraum gelegene Bahn wählen? Für diese einzig dastehende Besonderheit muss die eigentliche Ursache anderswo gesucht werden. Auch bei den von KÖLLIKER zur Vergleichung herangezogenen durchtretenden Nervenfasern von LENHOSSÉK und RAMON Y CAJAL finde ich keine Erklärung. Meines Wissens entspringen und verlaufen dieselben auf der gleichen Seite des Rückenmarkes und bilden keine dorsale Kreuzung; in den Spino-occipitalen Nerven (1897, pag. 680, 684, 709—711) habe ich mich wiederholt über sie geäußert und sie zu den lateral-

motorischen Wurzeln der Nn. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus in Parallele gebracht.

Bezüglich der Erklärungen von HALLER und NEAL verzichte ich bei ihrer Allgemeinheit auf eine speciellere Beurtheilung. Die Möglichkeit derselben will ich nicht bestreiten. Dem Schlusspassus von NEAL, dass die Existenz eines dorsalen Chiasma trochleare die Möglichkeit eines ursprünglichen Verbandes von Nervus trochlearis und Musc. obliquus superior ausschließe, kann ich nicht zustimmen.

b. Erklärungsversuche auf Grund des peripheren Verbandes mit dorsalen Nerven.

Bekanntlich hat SCHWALBE (1879, pag. 259 f., 1881, pag. 810) den am gründlichsten ausgearbeiteten Erklärungsversuch in dieser Richtung gemacht. Ausgehend von der Thatsache, dass die motorischen Kerne der Nn. oculomotorius und trochlearis im Mittelhirn liegen, und ferner von der Beobachtung, dass der N. trochlearis bei ausgebildeten Selachiern neben seinen motorischen Fasern auch sensible Zweige an die Conjunctiva und Haut der Augengegend abgebe (MIKLUCHO-MACLAY 1868, pag. 556; SCHWALBE 1879, pag. 186, 259)¹, fasste er den Trochlearis als eine zu dem Oculomotorius (der eine ventrale Wurzel repräsentire) gehörige dorsale, motorisch-sensible Wurzel (und zugleich auch als dorsalen Ast) auf, welche ihre bei Selachiern noch nachweisbaren sensibeln Antheile bei den höheren Vertebraten verloren habe und nun nur noch als rein motorischer dorsaler Ast auftrete.

Diese Anschauung fand weiterhin Unterstützung durch zahlreiche ontogenetische Untersuchungen², die — mochten sie nun in der Deutung ihrer Befunde für eine separate Stellung der Nn. oculomotorius und trochlearis gegenüber dem N. trigeminus oder für eine Zugehörigkeit des Trochlearis zu dem Trigemini eintreten³ — jeden-

¹ Diese Beobachtungen wurden später von verschiedenen Autoren für Fische und Amphibien bestätigt (vgl. WIEDERSHEIM, 1881, pag. 24; MARSHALL, 1882, pag. 319; v. KUPFFER, 1896, pag. 579; HOFFMANN, 1897, pag. 287; C. J. HERRICK, 1899, pag. 385 u. v. A.), dabei aber zugleich erkannt, dass es sich hierbei größtentheils um Anastomosen mit sensibeln Ästen des Trigemini resp. auch Facialis (cf. HERRICK N. accessorius communis von Menidia) handle. Andere Untersucher leugnen die Anastomosen ab.

² Auf diese Untersuchungen gehe ich erst später (sub 4. Ontogenetische Beobachtungen) ein.

³ Auf die Behandlung dieser viel bearbeiteten Streitfrage verzichte ich an dieser Stelle.

falls einen ausgebreiteten embryonalen Verband des Trochlearis mit von der dorsalen Nervenleiste abstammenden Ganglienzellen und Nervenfasern erwiesen. Nach dem Vorgange von FRORIEP (1891, pag. 60) und Miss PLATT (1891, pag. 97 f.) wurde selbst von nicht wenigen Autoren der erste Beginn des Trochlearis in Gestalt eines dorsalen, einer sensibeln Wurzelanlage gleichenden Zellenhaufens resp. Zellenstranges beobachtet, welcher der Faserbildung des N. trochlearis Ursprung gab und nach dessen Ausbildung und Verbindung mit dem Mittelhirn in Rückbildung trat. Auch DOHRN's neueste Untersuchungen (1901, pag. 240) scheinen sich in dieser Richtung zu bewegen. —

Von FRORIEP, PLATT und den meisten anderen hierher gehörigen Autoren wurde damit eine Erklärung für den dorsalen Abgang des N. trochlearis versucht, sein dorsales Chiasma aber nicht berücksichtigt. Nur DOHRN ist auch auf diesen Theil der Frage in der bereits oben (pag. 97) angegebenen Weise eingegangen.

Die bisher in extenso mitgetheilten Erklärungsversuche dieser Richtung überschätzen, so weit es sich um Befunde bei ausgebildeten Thieren handelt, die Zugehörigkeit der sensibeln Antheile zum Trochlearis; im Wesentlichen dürfte es sich hier um einfache Aneinanderlagerungen von Hautästen aus dem Gebiete des Trigeminus handeln. Bezüglich der ontogenetischen Angaben, die zudem im Detail der Beschreibungen von einander abweichen, vermisste ich bis jetzt gleichfalls die sichere Erkenntnis, dass die angegebenen dorsalen Zellenhaufen (Ganglien) die wirklichen Neuroblasten der motorischen Trochlearisfasern sind, und den Nachweis des speciellen Verhaltens dieser Nervelemente zu dem centralen Trochleariskern, nachdem sie — in der für motorische Nerven ungewöhnlichen Weise — centripetal in das Mittelhirn eingewachsen sind. Gesicherte Thatsachen und Belege dafür sind, bis zum Erscheinen von DOHRN's ausführlicher Darlegung, noch zu erwarten.

c. Erklärungsversuche in Berücksichtigung des Verhaltens der Endorgane.

Der erste Erklärungsversuch derart wurde m. W. von HOFFMANN (1889, pag. 339) gemacht, in so fern als dieser die Frage aufwarf, »ob der N. trochlearis vielleicht nicht dem Parietalauge zugehört hat, nicht als specifischer Sinnesnerv, denn dieser kann allein ein Stück der Epiphyse selbst gewesen sein, wie Hatteria dies noch über allen

Zweifel zeigt, sondern als Nerv, der z. B. die Schutzorgane des 3. Auges versorgt hat und mit der Rückbildung desselben erst sekundär in den Augenmuskelnerven sich umgebildet hat, welcher das Auge schräg nach oben zieht«.

Dieser Versuch, der übrigens nicht den Beifall von DOHRN fand (1890, pag. 346 Anm. 1) und auf den auch HOFFMANN in seinen späteren Veröffentlichungen nicht zurückgekommen ist, muthete mich sympathisch an, da er die Erklärung des dorsalen Trochlearisaustrittes auf ein ursprüngliches dorsal gelegenes Endorgan verlegte. Doch konnte ich mich mit der allgemein gehaltenen Angabe von »Schutzorganen des 3. Auges« und mit der späteren Umwandlung in einen motorischen Augenmuskelnerven nicht einverstanden erklären. Auch gab der Gedanke von HOFFMANN keinen Versuch einer Begründung für die dorsale Trochleariskreuzung.

Ich nahm also an (1897, pag. 681), dass in jenem dorsalen Gebiete des Parietalauges ein alter, von den Myomeren der dahinter gelegenen Gegend abstammender dorsaler Muskel für die Bewegung dieses Sinnesorgans vorhanden gewesen sein möge, der von einem dem Mittelhirn entspringenden Nerven versorgt wurde, und nahm ferner an, dass der *M. obliquus superior* mit dem *N. trochlearis* von jenem alten Muskel- und Nervengebilde abgeleitet werden könne, derart, dass aberrative Theile derselben unter antimerer Überwanderung mit den lateralen bleibenden Augen sich verbanden und zu dem genannten noch jetzt vorhandenen Muskel und Nerven sich ausbildeten, während das alte Gebilde mit der Reduktion des Parietalauges in völlige Rückbildung trat. Durch diese supponirte antimere Überwanderung und Kreuzung der beiden *Mm. obliqui superiores* entstand zugleich das dorsale Chiasma trochleare, das ich somit als ein durch periphere Ursachen bedingtes und darum als peripher zu beurtheilendes auffasste. Hinsichtlich der weiteren Ausführung dieses Erklärungsversuches, den ich bloß als Idee, nur als Programm für eigentliche zukünftige Untersuchungen bezeichnete, verweise ich auf die *Spino-occipitalen Nerven* (1897, pag. 681 f., pag. 704 f.).

Mein Versuch fand die Zustimmung von GASKELL (1900, pag. 508 bis 511), der ihn zugleich für seine Ableitung der Vertebraten von einem crustaceenartigen Vorfahren verwerthete. GASKELL zog den im Beginn der dorso-medianen Kreuzung befindlichen *M. dorso-ventralis anterior* des Skorpions (Miss BECK 1883/85, pag. 348, Pl. LXXVII und LXXX, Nr. 63, s. LANKESTER) dabei in Betracht und brachte den von mir angedeuteten Kreuzungsvorgang (der auch ohne ursprüngliche Be-

ziehungen zu dem Parietalorgan statuirt werden könne) der Muskeln beider Seiten in einigen schematischen Abbildungen zur Anschauung. Diesen weiter gehenden Schlüssen möchte ich indessen nicht folgen¹.

DOHRN und RABL würdigten meinen Erklärungsversuch in der bereits angegebenen Weise (s. oben pag. 87 f.); nach ihren Versicherungen muss er als unmöglich und völlig überflüssig, kurz als todtgeboren oder als von ihnen todtgemacht gelten.

Eine solche todtschlagende Kraft haben gewiss Thatsachen, die das Gegentheil erweisen, nicht aber bloße Versicherungen, wenn sie auch noch so laut und eindringlich verkündet und mit noch so viel Ausrufungs- und Fragezeichen gewürzt werden. Bis zum Herbeibringen dieser Thatsachen, die ja allerdings DOHRN in kürzester Frist zu liefern verspricht, sei es mir gestattet anzunehmen, dass mein Erklärungsversuch noch nicht ganz abgethan ist, und ich will untersuchen, ob es nach seinen Grundlagen so völlig unmöglich ist, ob die von DOHRN an mich gerichteten Fragen unbeantwortbar sind.

Ich wende mich zunächst zu den bisherigen anatomischen und danach zu den ontogenetischen Erkenntnissen über den N. trochlearis und seinen Muskel, sowie zu einigen Notizen über die Parietalorgane.

3. Anatomisches Verhalten des Nervus trochlearis und Musculus obliquus superior.

Die anatomische Kenntniss des N. trochlearis ist noch weit davon entfernt, abgeschlossen zu sein. Fast noch mehr als bei den anderen Hirnnerven unterliegt die Untersuchung seines intracerebralen Verlaufes, namentlich die sichere Sonderung seiner nach außen tretenden Wurzel von den nachbarlichen Bahnen und den Verbänden seines Kernes mit centralen Bahnen außerordentlichen Schwierigkeiten, die nur durch Kombinirung verschiedener technischer Arbeitsmethoden überwunden werden dürften. Neben den zuverlässigeren unter den Färbungen und Imprägnationen erscheint namentlich auch

¹ GASKELL hat bekanntlich in einer Reihe von Studien unternommen, die Wirbelthiere von uralten Limulus-ähnlichen Vorfahren abzuleiten, wozu ihm u. A. auch die silurischen Cephalaspiden als Durchgangsformen dienen. Wie sympathisch ich auch diesen kühnen und weitreichenden Versuchen des um die vergleichende Neurologie hochverdienten Autors gegenüberstehe, so bin ich doch nicht im Stande, dieser Ableitung und ihren speciellen Folgerungen zuzustimmen.

die specielle Berücksichtigung der Markscheidenbildung und der verschiedenen Degenerationsmethoden hierbei als unerlässlich.

Bisher hat die Anwendung dieser Methoden keineswegs einheitliche Ergebnisse gefördert. Man kann zur Zeit nur von einer relativen Übereinstimmung der Mehrzahl der Untersucher in den Hauptpunkten sprechen; in verschiedenen Nebenfragen ist die eigentliche Arbeit noch zu thun. Am meisten bearbeitet wurde der N. trochlearis des Menschen und der Säugethiere; bei den Sauropsiden, Amphibien, Fischen und Cyclostomen lässt seine Kenntniss noch viel zu wünschen übrig.

a. Mensch und Säugethiere.

Nach den von der großen Mehrzahl der Nerven Anatomen vertretenen Angaben entsteht der N. trochlearis des Menschen und der Säugethiere aus dem zuerst von B. STILLING (1846) klar nachgewiesenen Trochleariskern, der, in direkter Verlängerung der Kerngruppe des N. oculomotorius gelegen und an deren caudales Ende direkt anstoßend oder durch einen kurzen zellenarmen Intervall von ihr getrennt¹, in der Höhe des Anfanges der hinteren Vierhügel sich befindet. Er liegt dabei ventro-lateral von dem Aquaeductus Sylvii, der dorsalen Fläche des hinteren Längsbündels mehr oder minder tief eingesenkt, wobei zugleich der Kern der absteigenden motorischen Wurzel des N. trigeminus in einiger Entfernung von ihm in dorso-lateraler Lage zu ihm gelegen ist. Seine Ganglienzellen zeigen mit denen der hinteren Abtheilung des Oculomotoriuskernes eine große Übereinstimmung.

Von diesem Kern, und zwar vorwiegend von seiner dorsalen und lateralen Cirkumferenz, nimmt die Trochleariswurzel ihren Ausgang und zieht in langem und complicirtem Verlaufe zuerst schräg dorsal-lateralwärts (Ursprungsschenkel), danach caudalwärts (Mittelstück) und endlich, im Niveau des caudalen Endes der hinteren Vierhügel angelangt, dorso-medianwärts resp. medianwärts nach dem Anfange des Velum medullare (Austrittsschenkel), wo sie auf die Gegenseite übertretend und den Nerven der Gegenseite kreuzend neben dem Frenulum veli medullaris² dorsal resp. ultradorsal aus

¹ Hier differiren die Angaben der einzelnen Untersucher etwas, wobei wohl auch individuelle Variirungen existiren. Manche fanden die Nachbarschaft beider Kerne so nahe, dass sie einen gemeinsamen Oculomotorius-Trochleariskern annahmen.

² Ausnahmsweise kann der Austritt mehr rostral durch die Basis der hinteren Vierhügel erfolgen (WEIL, 1899, pag. 35).

dem Gehirn austritt. Von da gelangt der N. trochlearis in seinem zu keinen wesentlichen Kontroversen mehr Gelegenheit gebenden langen peripheren Verlaufe schließlich in die Orbita, um in deren medialem und dorsalem Bereiche, dorsal von den anderen Augenmuskelnerven sich zu dem M. obliquus superior zu begeben. Dieser liegt mit seinem Muskeltheile gleichfalls von allen Bulbusmuskeln am meisten dorsal und steht an seiner Dorsalfläche resp. Dorsalkante mit dem N. trochlearis in Verband. Von Interesse sind die primitiveren Ursprungsverhältnisse dieses Muskels bei den Monotremen, auf welche GÖPPERT (1894, pag. 278f.) hingewiesen hat, die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge (NUSSBAUM 1894, pag. 180, 1899, pag. 66), sowie die Varietäten beim Menschen, welche auch einen von dem vorderen Bereiche der medialen Augenhöhlenwand nach Art der tiefer stehenden Vertebraten entspringenden M. obliquus superior aufweisen (cf. u. A. LEDOUBLE, 1900, pag. 29).

Es versorgt somit der aus dem rechten Trochleariskern stammende N. trochlearis den linken M. obliquus superior und umgekehrt.

Ob der Ursprungsschenkel seine Nervenfasern lediglich aus dem gleichseitigen Kerne oder auch aus dem Kerne der Gegenseite Ursprungskreuzung, centrale Kreuzung) bezieht, ist noch offene Frage: einzelne Autoren (z. B. SIEMERLING, 1891, 1896, OBERSTEINER 1896, 1901, SIEMERLING und BOEDEKER 1897) treten für diese centrale Kreuzung ein, die meisten lehnen sie ab; BERNHEIMER (1900, pag. 63, 64) erklärt den Mangel solcher Kommissurenfasern geradezu als charakteristisch für den N. trochlearis gegenüber dem sie darbietenden N. oculomotorius. Ich kann diese Frage auf Grund eigener Untersuchung nicht entscheiden. Mag aber die Ursprungskreuzung bei dem N. trochlearis vorhanden sein oder nicht, so ist dies für die vorliegende Frage von geringerer Bedeutung, da solche centrale Kreuzungen bekanntlich bei den meisten anderen Nervenwurzeln sowohl der medial-motorischen als auch der lateral-motorischen Nerven nachgewiesen worden sind.

Von größerer Bedeutung sind die Fragen, 1) ob der N. trochlearis zu den medial-motorischen oder zu den lateral-motorischen Nerven¹ zu

¹ Die Unterscheidung der Nervenkerne und Nervenwurzeln des Centralnervensystems in die drei Kolonnen der medial-motorischen, lateral-motorischen und dorso-sensibeln wurde bekanntlich bereits von CH. BELL (1830) durchgeführt, und es ist das Verdienst von GASKELL (1886, pag. 63 f.), diese gemeinhin nur zum Theil (Unterscheidung der vorderen motorischen und hinteren sensibeln Nervenwurzeln) gewürdigte Erkenntnis des großen englischen Physio-

rechnen, 2) wie die dorsale Kreuzung der Austrittsschenkel (sog. Chiasma trochleare) zu beurtheilen sei.

In der Veröffentlichung von 1897 hatte ich mich, namentlich auf VAN WIJHE's ontogenetischen Angaben fußend, dahin entschieden, den N. trochlearis als einen medial-motorischen Nerven¹ aufzufassen, ihn sonach mit den Nn. oculomotorius, abducens, hypoglossus und den ventralen Wurzeln der Spinalnerven zu homodynamisiren, dagegen der erwähnten absteigenden motorischen Wurzel des Trigeminus, sowie den anderen lateral-motorischen Wurzeln der Nn. trigeminus, facialis, glossopharyngeus, vagus und den (vielleicht viscero- und vaso-motorischen) durchtretenden Fasern der dorsalen Spinalnervenzwurzeln gegenüberzustellen. Auch die direkt an den Oculomotoriuskern anschließende Lage seines Kernes und sein medialer Verlauf in der Orbita gaben mir dafür Anhalt. Ich möchte diese Auffassung nicht mehr festhalten, sondern bin jetzt mehr geneigt, ihn zu den lateral-motorischen Nerven² zu rechnen³. Die bessere Begrün-

logen der halben Vergessenheit entrissen zu haben. BELL unterschied: 1) Anterior roots, containing the fibres of common voluntary motion, 2) posterior roots, containing the nerves of sensation, 3) lateral or respiratory roots, containing nerves which excite motions dependent on or related to the act of respiration; den letzteren rechnete er den 4., 7., 9., 10. und 11. Cerebralnerven, sowie die mit der Respiration zusammenhängenden spinalen Nerven (speciell den N. phrenicus und N. respiratorius externus) zu. Streicht man aus dieser Reihe die Nn. phrenicus und respiratorius externus (um sie den vorderen Wurzeln einzureihen) und fügt ihr noch den motorischen Antheil des N. trigeminus hinzu, so entsprechen die BELL'schen Reihen genau den von mir und vielen anderen Autoren noch jetzt angenommenen. Weitere Verdienste um die Kenntnis dieser Reihen auf ontogenetischem und physiologischem Gebiete erwarben sich namentlich VAN WIJHE (1882) und GASKELL (1886).

¹ Zu dieser Auffassung des N. trochlearis als eines medial-motorischen Nerven gelangten vor und nach mir zahlreiche vergleichende Anatomen und Embryologen. Letztere sollen weiter unten erwähnt werden. Von ersteren nenne ich insbesondere STANNIUS (1849), SCHNEIDER (1879), GASKELL (1886, 1889), OSBORN (1888), STRONG (1890), WIEDERSHEIM (1898), GAUPP (1899), denen vielleicht auch HUXLEY (1874/75) anzureihen ist. STANNIUS (1849, pag. 20) wies auf die an die vorderen Spinalnerven erinnernde mediale Lage der Ursprungskerne der Augenmuskelnerven hin, fand dagegen (1851) den histologischen Bau der von ihnen versorgten Muskeln mit dem der visceralen Muskulatur übereinstimmend. SCHNEIDER (1879, pag. 60) schloss gerade auf Grund des histologischen Verhaltens mit Wahrscheinlichkeit auf eine Homodynamie mit der Rumpfmuskulatur.

² Auch die Auffassung des N. trochlearis als eines lateral-motorischen Nerven ist von nicht wenigen vergleichenden Anatomen und Embryologen vertreten worden. Indem ich hinsichtlich der letzteren auf die spätere Zusammen-

dung für meine jetzige Anschauung finde ich in der von Beginn ab dorso-lateralen Richtung seines, auch von der dorso-lateralen Oberfläche des Kernes ausgehenden, Ursprungsschenkels, womit dieser zu den lateral-motorischen Wurzeln der Nn. trigeminus, facialis etc. in Parallele tritt. Dazu kommt, dass sein in der Regel dorsal vom hinteren Längsbündel liegender Kern bei verschiedenen Säugethieren an dessen ventrale Seite herabrückt und ferner, dass das, beim Menschen in der Regel medial von der absteigenden Trigeminuswurzel gelegene, Mittelstück seiner Wurzel bei zahlreichen Wirbelthieren mit dieser Wurzel in innige Verflechtung tritt oder selbst lateral von ihr verläuft. Daraus resultiren nahe Beziehungen zu jener Trigeminuswurzel, welche, in der Hauptsache wenigstens ⁴, zu den lateral-motorischen Nerven zu rechnen ist.

stellung verweise, erwähne ich von ersteren namentlich BELL (1830), HATSCHKE (1892) und HALLER (1898). Die histologische Struktur der Augenmuskeln fanden STANNIUS (1851) und LANGERHANS (1873) mit derjenigen der visceralen Muskulatur übereinstimmend.

³ Es ist auch daran zu denken, ob er nicht eine Art Zwischenstellung zwischen der medial-motorischen und lateral-motorischen Nervenreihe einnehme, wobei ich von der — durch manche ontogenetischen Befunde gestützten — Voraussetzung ausgehe, dass die Scheidung dieser beiden Reihen und ihrer muskulösen Endgebiete (somitische und viscerale Muskulatur) in jenem vorderen Kopfbereiche nicht so streng durchgeführt ist, wie in dem übrigen Haupttheile des Kopfes und in dem Rumpfe. Das hier in Frage kommende mandibulare Myomer (siehe unten sub 4 b) ist auf Grund der bisherigen genaueren ontogenetischen Befunde (vgl. namentlich PLATT, 1891; v. KUPFFER, 1894, 1895; SEWERTZOFF, 1899; DOHRN, 1901) nicht in ein dorso-mediales Somatomer und ein ventro-laterales Branchiomer gegliedert, erscheint mehr einheitlich mit gemeinsamem Cölom und lässt der Reihe nach, in dorso-ventraler Richtung auf einander folgend, die Mm. obl. sup., rectus ext. e. p. und adductor mandibulae entstehen. Auch darin bekundet sich eine Besonderheit des Trochlearisgebietes, welche verbietet, den N. trochlearis ohne Weiteres den anderen lateral-motorischen Nerven zu vergleichen, jedoch wohl erlaubt, ihn als einen am meisten dorso-medial entfalteten Abkömmling dieses Nervengebietes aufzufassen; namentlich die von KUPFFER, 1895, pag. 33 gegebene Textfigur erscheint hierfür aufklärend, indem hier die dem M. obliq. sup. Entstehung gebende Stelle des mandibularen Metamers einen dorsalen Zipfel zwischen dem eigentlichen medialen [somitischen] Anfange dieses Metamers [in der Gegend von 3 und darunter gelegen] und der lateralen [visceralen] Fortsetzung desselben bildet. Wenn ich also jetzt wie früher (1897) große Besonderheiten dieses Myomers statuiren, so bin ich doch noch weit entfernt von den durch KASTSCHENKO und RABL vertretenen Anschauungen, welche jede Vergleichbarkeit mit den metotischen Metameren hier leugnen.

⁴ Sie bietet noch manche Besonderheiten dar, die einstweilen der weiteren Aufklärung harren.

Die dorsale Kreuzung des Austrittsschenkels des N. trochlearis (sog. Chiasma trochleare) kann verschieden beurtheilt werden. MARTIN (1890) und DOHRN (1901) hatten sie als eine centrale, ich (1897) als eine periphere aufgefasst. Nach dieser Auffassung der beiden genannten Autoren würden sonach dem N. trochlearis zwei centrale Kreuzungen zukommen, 1) die auch von mir als central betrachtete des Ursprungsschenkels und 2) die der Austrittsschenkel, zwei Kreuzungen also, die, so weit die beide passirenden Fasern des Trochlearis in Frage kommen, sich aufheben, ohne dass irgendwo im Verlaufe der Trochleariswurzel eine Unterbrechung ihrer Fasern durch Ganglienzellen bisher beobachtet wäre. Darin liegt für mich etwas schwer Verständliches. Anders, wenn man die dorsale Kreuzung der Austrittsschenkel als eine dem Trochlearis eigenthümliche und durch periphere Ursachen bedingte, auffasst und sie von der auch bei anderen Nerven gewöhnlichen, ventral vom Ventrikelraum befindlichen, centralen Kreuzung wohl unterscheidet. Um Missdeutungen zu vermeiden, bezeichne ich sie als Austrittskreuzung¹.

Nicht nur durch seinen extrem dorsalen Austritt nach langem intracerebralen Verlaufe, sondern namentlich auch durch seinen ultradorsalen Austritt auf der Gegenseite nimmt der N. trochlearis allen anderen motorischen Gehirnnerven gegenüber eine so singuläre Stellung ein.

Auch über diese Kreuzung sind die Untersuchungen keineswegs abgeschlossen. Die überwiegende Mehrzahl der Untersucher erklärt sie für eine totale². Andere (FOREL 1877, OBERSTEINER 1896, 1901)

¹ Mit der 1897 gebrauchten Bezeichnung »periphere Kreuzung« habe ich namentlich bei DOHRN (1901) Anstoß erregt. Da es sich bei der centralen oder Ursprungskreuzung und der peripheren oder Austrittskreuzung nach den vorliegenden Thatbeständen um zwei im Gehirn liegende Kreuzungen handelt, der Terminus »periphere Kreuzung« also leicht missverstanden werden kann, so ziehe ich jetzt die Bezeichnungen Ursprungskreuzung und Austrittskreuzung vor, ohne vorerst die Frage weiter zu diskutieren, ob letztere Kreuzung einstmals, bei ihrer ersten Entstehung, in peripherer Lage vom Gehirn sich befand und erst mit der höheren Entfaltung der Mittelhirndecke nach hinten (caudalwärts) in das dorsale Gehirngebiet aufgenommen ward.

² Die überzeugende Demonstration der totalen Kreuzung des N. trochlearis wurde wohl zuerst von GUDDEN (1881, pag. 186) und EDINGER (1885, pag. 858 f.) gegeben. Diesen ist dann die überwiegende Mehrzahl der Anatomen und Neurologen gefolgt, von denen namentlich v. KÖLLIKER (1893), KAUSCH (1894), CRAMER (1894), BECHTEREW (1898, 1899) und BERNHEIMER (1900) als die entschiedensten Vertreter der vollständigen Kreuzung angeführt seien. Schon 1870 hat STIEDA dieselbe für verschiedene Säugethiere behauptet.

halten für möglich (OBERSTEINER 1896, pag. 395, 1901, pag. 471 »nicht ganz unmöglich«), dass ein geringer Antheil der Fasern sich nicht kreuze¹. Noch Andere (BACH 1896, 1899, GEHUCHTEN 1898, 1900) fanden mit der NISSL'schen Methode, dass nach Durchschneidung des N. trochlearis der einen Seite neben einer weitgehenden Degeneration des gegenseitigen Kernes auch der Kern der gleichen Seite nicht ganz intakt blieb, sondern einige wenige Zellen mit Chromatolyse darbot, konnten aber nicht entscheiden, ob hier ein ungekreuzter oder ein doppelt gekreuzter (Ursprungs- + Austritts-Kreuzung), die Mittellinie zweimal überschreitender, Verlauf der degenerirten Fasern vorliege². Von den Untersuchern der letzten Jahre vertheidigten namentlich BECHTEREW (1897, 1899) und BERNHEIMER (1900) die totale Austrittskreuzung im Velum medullare anterius am schärfsten gegen alle anders lautenden Angaben. Jedenfalls darf man bei dem jetzigen Stande der Untersuchungen annehmen, dass eine unvollständige periphere Kreuzung der aus dem echten (STILLING'schen) Trochleariskern stammenden Nervenfasern im Chiasma noch keineswegs sicher erwiesen ist.

Außer diesem in der Hauptsache am genauesten erkannten motorischen Kern und Wurzelverlauf des Trochlearis sind bekanntlich noch andere Centren und Bahnen des Trochlearis beschrieben worden.

So wurden außer der STILLING'schen Hauptwurzel von verschiedenen Autoren auch nach den Pedunculi, nach dem Frenulum veli medullaris und nach den Tuberc. bigemina gehende Züge angegeben (vergl. u. A. RANNEY 1898), die, falls überhaupt gesichert und zum Trochlearis gehörig, wohl in der Hauptsache als centrale Bahnen desselben beurtheilt werden dürften.

Auch sei hier auf die mannigfachen Angaben über Verbände mit der absteigenden Trigeminuswurzel und mit dem hinteren Längsbündel (mit welchem bei verschiedenen Säugethieren die Trochleariswurzel förmlich verflochten sein kann) hingewiesen, die gleichfalls

¹ FOREL und OBERSTEINER lassen nur einen kleinen Theil ungekreuzt verlaufen, während MAUTHNER (1885) ohne genügende Begründung die ganze Kreuzung oder den größeren Theil derselben leugnete.

² Vgl. GEHUCHTEN (1898, pag. 46): »Nos recherches ne nous permettent pas d'établir si ces quelques fibres directes se rendent du noyau d'origine dans le nerf périphérique sans passer par la valvule de Vieussens; ou bien si ces fibres, avant d'atteindre le nerf périphérique, passent deux fois sur la ligne médiane, dans le raphé et dans la valvule.«

entweder der weiteren Untersuchung noch sehr bedürftig sind oder wohl centrale Bahnen darstellen.

Insbesondere waren es WESTPHAL und SIEMERLING (1891), denen BOEDEKER (1892) zustimmte, welche die Bedeutung des STILLING'schen Kernes als echter Trochleariskern ableugneten und ihn dem N. oculomotorius zurechneten (Nucleus ventralis posterior oculomotorii), als wahre Ursprungsstätten des N. trochlearis dagegen zwei in seiner lateralen Nachbarschaft gelegene Kerne (Hauptkern und kleinzelliger hinterer Kern des N. trochlearis) ansprachen. Doch haben bereits KAUSCH (1894), BERNHEIMER (1894) und BECHTEREW (1894) sich gegen diese Angaben gewendet und SIEMERLING und BOEDEKER haben dieselben 1896 selbst widerrufen.

Ich würde diese verlassenen Beobachtungen nicht angeführt haben, wenn nicht HALLER auf sie in neuerer Zeit zurückgekommen wäre. In seinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen über das centrale Nervensystem von Scyllium, Salmo, Emys und Mus (1898, 1900), die einen sehr sorgfältigen Eindruck machen, gelangte er zu Resultaten bei Mus (1900, pag. 377), welche mit jenen von WESTPHAL und SIEMERLING Vieles gemein haben. Auch HALLER rechnet den STILLING'schen Trochleariskern dem Oculomotorius zu und unterscheidet als echte Trochleariskerne zwei, einen mehr rostral gelegenen »inneren«, der in der Hauptsache WESTPHAL's Hauptkern entspricht und vorwiegend die Fasern zur dorsalen Austrittskreuzung abschickt, und einen mehr caudalen runden, welcher wohl mit WESTPHAL's kleinzelligem Kern identisch ist und ungekreuzte Wurzelfasern abgiebt¹. In so fern als diese Kerne eine mehr laterale Lage haben als der STILLING'sche und auch z. Th. nähere Beziehungen zum rostralen Trigeminskern aufweisen, rechnet HALLER den N. trochlearis als zur lateral-motorischen (»obere motorische«) Reihe gehörig dem Trigeminus zu.

Ferner beschrieb J. STILLING (1894, pag. 58 f.) außer der B. STILLING'schen Hauptwurzel des Trochlearis noch eine aus der Schleife stammende absteigende und zwei aus dem Kleinhirn kommende (eine gekreuzte und eine ungekreuzte). Die zur Erkenntnis

¹ Auch STIEDA (1870) sei hier angeführt, der bei Lepus, Canis und Talpa einen langen, von dem Niveau der vorderen Vierhügel bis zu den Processus cerebelli ad cerebrum reichenden Kern beschrieb, dessen vorderer und mittlerer Abschnitt Trochlearisfasern, dessen übriges Gebiet Trigeminasfasern Ursprung gab. Bei Talpa dürfte der Trochlearisantheil zweifelhaft sein, da bei diesem Säugethier wohl rudimentäre Augenmuskeln vorhanden sind, der N. trochlearis aber wahrscheinlich vollkommen reducirt ist.

dieser Verhältnisse angewendete Untersuchungsmethode darf nicht als eine zureichende, die Kenntnis der betreffenden Wurzeln somit nicht als eine gesicherte bezeichnet werden.

Endlich that GEHUCHTEN (1898) eines zwischen dem Ende des Nucl. oculomotorii und dem Nucl. trochlearis liegenden unpaaren medianen Kernes noch Erwähnung, bei dem er jedoch keine Beziehungen zu dem Nerv. trochlearis nachweisen konnte.

Die Existenz von genuinen sensiblen Fasern des ausgebildeten Trochlearis, die in dessen peripheres Gebiet gelangen, ist bisher noch nirgends bei Säugethieren erwiesen worden. Es handelt sich, wie es scheint, hier allenthalben um lose Verbindungen mit sensibeln Zweigen des N. trigeminus.

b. Sauropsiden.

Über den intracerebralen Verlauf des N. trochlearis und sein Chiasma verdanken wir namentlich STIEDA (1868 Gallus, 1875 Emys), MAYSER (1881 Columba), SPITZKA (1888 Anolis, Iguana), TURNER (1891 verschiedene Vögel), KÖPPEN (1892 Lacerta), C. L. HERRICK (1893 Ophidier), RABL-RÜCKHARD (1894 Python), HUMPHREY (1894 Chelydra), BRANDIS (1895 verschiedene Vögel), JELGERSMA (1897 Vögel) und HALLER (1900 Emys) kürzere oder ausführlichere Mittheilungen.

Die überwiegende Mehrzahl der Autoren findet die Verhältnisse, wie gemeinhin beim Menschen angenommen wird. Der (STILLING'sche) Kern des N. trochlearis liegt caudal und meist ein wenig dorsal vom Oculomotoriuskern, nach den Einen ihm direkt angelagert, nach den Anderen durch einen kleinen Zwischenraum von ihm getrennt, ventral vom Kerne der absteigenden Wurzel des Trigeminus und dorsal auf dem hinteren Längsbündel im Mittelhirn.

Die von ihm ausgehende Wurzel zieht in der bekannten Weise nach hinten und kreuzt sich mit der der Gegenseite am Austritte in der Valvula; STIEDA, MAYSER, BRANDIS und JELGERSMA geben ausdrücklich eine totale Kreuzung an. Die Wurzel ist nicht immer geschlossen, sondern zeigt nach BRANDIS und JELGERSMA einige lateral aberrirende Fasern, welche aber schließlich doch das Chiasma trochleare erreichen; JELGERSMA fand auch einzelne Fasern, welche in ventro-medialer Richtung ähnlich dem N. oculomotorius nach unten streben, aber nicht weiter mit dem Oculomotorius verfolgt werden konnten. KÖPPEN giebt an, dass eine Verflechtung des Chiasma mit der Kleinhirnkreuzung (dorsale Kommissur) statffinde.

Abweichend beschreibt HALLER, dass bei Emys (so wie bei Mus, s. oben pag. 108) der STILLING'sche Kern zum Oculomotorius gehöre und der N. trochlearis gekreuzte und ungekreuzte Fasern enthalte, erstere von dem inneren, letztere von dem runden mit dem Trigeminus verbundenen Kerne.

Der periphere Verlauf und die Endigung im Musc. obliquus superior entsprechen in der Hauptsache dem Verhalten bei den Säugethieren. Der M. obliquus superior entspringt von der medialen Wand der Orbita, im rostralen und dorsalen Bereiche derselben.

c. Amphibien, Fische, Cyclostomen.

Das intracerebrale Verhalten des N. trochlearis ist von STIEDA (1870 Rana, 1875 Siredon), ROHON (1878 Selachier), FRITSCH (1878 Teleostier), MAYSER (1881 Teleostier, bes. Cyprinoiden), AHLBORN (1883 Petromyzon), SANDERS (1887 Selachier), GORONOWITSCH (1888 Acipenser, Tinca, Gobio), OSBORN (1888 Amphibien), AUERBACH (1888 Teleostier), C. L. HERRICK (1891 Lepidosteus, Scaphirhynchus), VON KUPFFER (1895 Ammocoetes), HALLER (1898 Scyllium, Salmo), GAUPP (1899 Rana), C. J. HERRICK (1899 Menidia), COLE and JOHNSTONE (1901 Pleuronectes) untersucht worden, wobei die Arbeiten von MAYSER und HALLER sich durch große Genauigkeit auszeichnen; auch EDINGER (1901 Scyllium) giebt, ohne in dieser Untersuchung den Trochlearis zu behandeln, vortreffliche Abbildungen betreffend seinen Kern und inneren Verlauf. Hinsichtlich des Dipnoer-Gehirns fehlen noch Untersuchungen über das innere Verhalten des Trochlearis.

Die Mehrzahl der Autoren findet den Kern des Trochlearis entsprechend dem STILLING'schen Kerne dorsal vom hinteren Längsbündel im mittleren oder hinteren (caudalen) Gebiete des Mittelhirns, direkt an das caudale Ende des Oculomotoriuskernes anschließend (FRITSCH, GORONOWITSCH, EDINGER, COLE and JOHNSTONE) oder durch einen kleinen Zwischenraum davon getrennt (ROHON, MAYSER). Bei Rana liegen nach GAUPP in individueller Variirung beide Kerne dicht zusammen oder sind von einander entfernt. Bei Teleostiern giebt MAYSER einen beide trennenden zungenförmigen Fortsatz des Übergangsganglions an.

Von diesem Kern aus verläuft die Wurzel nach mäßig langem oder kürzerem Verlaufe zur dorsalen Austrittskreuzung, die namentlich von STIEDA, FRITSCH, MAYSER und AUERBACH als eine totale angegeben wird. Wegen der besonders bei Teleostiern mächtigen

Mittelhirn-Entwicklung liegt diese Kreuzung ziemlich tief in die dorsale Hirnmasse vergraben. Verbindungen mit dem hinteren Längsbündel und der absteigenden Trigeminiwurzel werden mannigfach beschrieben, sensible Fasern dem Trochlearis bald zu-, bald abgesprochen. Über diese Verhältnisse existiren wenig übereinstimmende Angaben.

Auch aus dem Hinterhirn kommende Fasern, Wurzelfasern oder centrale Bahnen, werden in wechselnder Weise notirt. Die älteren Untersuchungen von STIEDA, ROHON und AHLBORN geben — wohl irrthümlich — für Amphibien, Selachier und Petromyzonten selbst einen vorwiegend oder ausschließlich aus dem Hinterhirn stammenden Ursprung an. AHLBORN beschreibt für *Ammocoetes* auch in der dorsalen Medianlinie befindliche Zellen und spricht den Petromyzonten die dorsale Austrittskreuzung des Trochlearis größtentheils ab¹, während VON KUPFFER für den normalen Ursprung aus dem Mittelhirn, die dorsale Austrittskreuzung und die Abwesenheit von in derselben liegenden Nervenzellen eintritt.

HALLER findet bei Haien einen durchaus einheitlichen Trochleariskern, der z. Th. im Gebiete des Cerebellum liegt und intimere Beziehungen zu dem Trigemini aufweist. Derselbe hat sich bei den älteren Teleostiern in die beiden schon oben bei *Mus* und *Emys* angegebenen Kerne, den inneren und den runden Kern, differenzirt; ersterer steht mit dem rostralen Trigeminkern im Zusammenhang und giebt die gekreuzten Fasern ab, letzterem entstammen die ungekreuzten Trochlearisfasern. Außerdem existiren Zusammenhänge mit dem Kleinhirn.

OSBORN und GAUPP stellen den Kern des Trochlearis gerade so wie die des Oculomotorius und Abducens (als medial-motorische Kerne) den motorischen Kernen des Trigemini, Facialis etc. gegenüber, HALLER rechnet ihn zu den lateral-motorischen.

Mit der dorsalen Kreuzung tritt der Trochlearis früher oder später an der bekannten Stelle zwischen dem Mittelhirn und dem Hinterhirn aus und begiebt sich bei Amphibien und Fischen in ziemlich langem nach vorn gerichteten peripheren Verlaufe zu seinem im rostro-dorsalen Theile der Orbita befindlichen Muskel², wobei er

¹ MARTIN (1890) verwerthet diese Angaben AHLBORN's als vergleichend-anatomische Parallele zu der von ihm beschriebenen Trochlearis-Entwicklung bei *Felis*.

² Der *M. obliquus superior* zeigt auch hier im Detail einen außerordentlichen Wechsel in der Lage, hinsichtlich welcher Verhältnisse namentlich auf die Veröffentlichungen von TIESING (1895), ALLIS (1897, 1899), NUSSBAUM (1899),

in der Orbita eine dorso-mediale Lage über allen Augenmuskelnerven und Augenmuskeln einnimmt und den Ramus ophthalmicus superficialis bald dorsal bald ventral (Ersteres häufiger) kreuzt (vgl. namentlich auch H. SCHNEIDER 1882 und MITROPHANOW 1893) oder mehr oder minder innige Zusammenhänge mit ihm eingeht, welche z. Th. genuine sensible Zweige des Trochlearis vortäuschen können, in Wirklichkeit aber nichts Anderes sind als vorübergehende, sich bald wieder lösende Anlagerungen des Trochlearis an diesen dem Trigemini und Facialis zugehörenden Hautnerven¹.

Das von älteren Autoren angegebene vikariirende Eintreten von motorischen Trigeminuszweigen für den N. trochlearis, das für Dipnoer und gewisse Amphibien angegeben wurde, ist später durch die Auffindung eines feinen Trochlearis bei diesen Thieren richtig gestellt worden (vgl. OSBORN 1888, BURCKHARDT 1892, C. H. HERRICK 1894, KINGSBURY 1895 u. A.; auch ich fand ihn bei *Ceratodus*).

Bei *Petromyzon* liegt der M. obliquus superior (posterior) im caudalen Bereiche der Orbita; der N. trochlearis verläuft demnach in kürzerem Verlaufe ventro-lateral zu seinem Muskel (P. FÜRBRINGER 1875).

Bei gewissen Amphibien (*Proteus*, *Ichthyophis* und Verwandte) und Fischen (*Amblyopsis*, *Typhlichthys*), sowie den Myxinoiden ist ein N. trochlearis noch nicht aufgefunden worden; wahrscheinlich fehlt er hier in Folge von mehr oder minder weitgehender Rückbildung des ganzen Sehapparates und seiner Muskeln. Bei den Myxinoiden und bei *Typhlichthys* wurde bisher auch jede Spur von Augenmuskeln vermisst, bei *Proteus* und den Coecilien, vielleicht auch bei *Amblyopsis*, sind dieselben in erheblich reducirtem aber, wie es scheint, nervenlosem Zustande noch nachweisbar (vgl. KOHL 1892 und die sonstige einschlägige Litteratur).

Die anatomischen Untersuchungen zeigen uns also in dem N. trochlearis einen motorischen Nerven, der mit seinen sicher erkannten Theilen von einem wahrscheinlich der lateral-motorischen Reihe angehörenden (resp. intermediär zwischen ihr und der medial-motorischen Reihe befindlichen) und caudal hinter den Nuclei oculomotorii ge-

CORNING (1900), HARMAN (1900), LEDOUBLE (1900), COLE and JOHNSTONE (1901) und ALLIS (1902) hingewiesen sei.

¹ Über diese Anastomosen berichten zahlreiche Anatomen. Andere leugnen sie ab.

legenen Nervenkerne des Mittelhirns¹ ausgeht, nach mehr oder minder langem intracerebralen, zahlreiche Durchflechtungen mit der absteigenden Wurzel des Trigeminus darbietendem, caudal und dorsal gerichteten Verlaufe unter totaler (oder ganz überwiegender) Austrittskreuzung das Gehirn an der dorsalen Gegenseite im Bereiche des hinteren Endes der Mittelhirndecke verlässt und dann in kürzerem, ventralwärts gehendem (Petromyzonten) oder längerem ventral- und rostralwärts gerichtetem (Gnathostomen) Verlaufe zu dem dorsalsten Augenmuskel (Gnathostomen) gelangt, wobei er sich zugleich durch seine Lage in der Orbita und durch die Art des Eintrittes in seinen Muskel als der dorsalste Augenmuskelnerv dokumentirt. Er macht auf diesem Verlaufe bei den Gnathostomen von seinem centralen Kerne bis zu seinem Endorgane einen außerordentlich großen Bogen, welcher im Gehirn, in der Schädelhöhle und in der Orbita eine vorwiegend dorsale Lage aufweist. Ob er außer seinen sicher erkannten motorischen Eigenschaften auch ihm ursprünglich zugehörnde sensible Elemente besitzt, ist in der Litteratur vielfach erörtert worden, aber noch nicht sicher nachgewiesen. Nähere Beziehungen, einestheils zu dem Oculomotorius, anderentheils zu der absteigenden Wurzel des Trigeminus dürften existiren; der intracerebrale Verlauf bietet kein Hindernis, ihn nach GEGENBAUR'S Vorgange zu dem Trigeminus sensu latiori zu rechnen. Die Relationen zu dem Oculomotorius, insbesondere auch die von einzelnen Autoren angegebenen ventralwärts gerichteten Ursprungsfasern des Trochlearis sind noch genauer zu untersuchen. Das Gleiche gilt für die Verbände mit dem Hinterhirn, so weit es sich hierbei nicht um centrale Bahnen handelt.

Der rostral von dem N. trochlearis entspringende N. oculomotorius verläuft dagegen im Mittelhirn in relativ kurzer Strecke ventralwärts, um ohne jede Austrittskreuzung an der gleichen Seite am vorderen Bereiche des Mittelhirnbodens auszutreten und von da nach mäßig langem Verlaufe in die Orbita sich zu begeben, wo er viel ventraler als der N. trochlearis, mit seinem Haupttheile selbst ventral vom Opticus gelegen ist und eine ansehnliche Anzahl extra- und intrabulbärer Muskeln versorgt. Auch diese Muskeln sind zum größeren Theile dem ventralen Bereiche der Orbita zuzurechnen und

¹ Auf die Frage, wie weit der den Nn. oculomotorius und trochlearis, sowie der absteigenden Trigeminuswurzel Ursprung gebende Hirntheil dem Mittelhirn zugehört oder nur dorsal von diesem überlagert wird, aber eigentlich dem Hinterhirn zuzurechnen ist, gehe ich hier nicht ein.

auch die mehr dorsalwärts entwickelten nehmen im Wesentlichen¹ eine mehr ventrale Lage ein als der N. trochlearis und der M. obliquus superior. Ähnliches wie für den N. oculomotorius gilt auch für den in einem caudaleren Hirnsegmente (Mitte des Hinterhirns) beginnenden N. abducens. Derselbe steigt von seinem Kern gleichfalls in ventraler Richtung und auf derselben Seite bleibend nach seiner Austrittsstelle herab, verlässt das Gehirn ohne jede Austrittskreuzung und begiebt sich (zufolge seines caudaleren Ursprunges) in etwas längerem peripheren Verlaufe in die Orbita, wo er gleichfalls eine mehr ventrale Lage als der N. trochlearis einnimmt und den M. rectus lateralis versorgt.

Abgesehen von der den meisten Gehirnnerven zukommenden Ursprungskreuzung bilden somit Oculomotorius und Abducens kleinere und mehr ventral gelegene Bogen im Bereiche derselben Körperseite, Trochlearis dagegen einen größeren und mehr dorsalen Bogen, der bei seinem Austritte aus dem Gehirn in das periphere Gebiet der Gegenseite des Körpers übergeht².

4. Kurze Zusammenstellung der Ergebnisse der ontogenetischen Arbeiten über die Augenmuskelnerven und die Augenmuskeln.

Die folgende kurze Zusammenstellung ist weit entfernt von Vollständigkeit³. Sie hebt aus der Fülle der ontogenetischen Arbeiten über die Augenmuskelnerven und die von ihnen versorgten Muskeln nur die wesentlicheren Züge hervor und verweist bezüglich alles Details und der genaueren Darstellung der betreffenden Entwicklungsvorgänge auf die Originalarbeiten³. Hierbei werde ich den N. trochlearis und M. obliquus superior in erster Linie berücksichtigen, kann

¹ Ich habe die Muskelhäuche und die ursprünglichen Verhältnisse im Auge. Die neu gewonnenen Verbände der Insertionssehnen und die sekundären muskulösen Aberrationen z. B. an die Augenlider (M. levator palpebrae superioris u. a.) trüben das Bild.

² Im weiteren Sinne des Wortes könnte man für die Nn. oculomotorius und abducens den Terminus tautomer, für den N. trochlearis die Bezeichnung heteromer anwenden. Ich nehme aber Anstand dies zu thun, weil die betreffende Nomenklatur VAN GEUCHTEN'S sich nur auf den intracerebralen resp. intramedullären Faserverlauf bezieht.

³ Auch war es nicht überall möglich, auf Grund der ontogenetischen Litteraturvorlagen ganz bestimmte, jedes Missverständnis ausschließende Angaben zu machen. Auch aus diesem Grunde verweise ich auf die Originalarbeiten.

aber an den Nn. oculomotorius und abducens sowie ihren Muskeln nicht vorbeigehen.

Dieses Gebiet ist eines von den in der Entwicklungsgeschichte am meisten bearbeiteten. Die verschiedensten Wirbelthiere wurden von zahlreichen Embryologen auf die Ontogenese dieser Gebilde untersucht, vor Allem die Selachier, nachdem GEGENBAUR und ihm folgend BALFOUR auf die fundamentale Bedeutung dieser primordialen Formen hingewiesen hatten.

a. Histogenetische Vorgänge.

Für die Entwicklung motorischer Nerven bestehen eine Anzahl Möglichkeiten, die bald von den Einen, bald von den Anderen vertreten wurden¹. Namentlich kommen in Frage: 1) höhere Differenzirung eines von Anfang bestehenden Verbandes zwischen centraler Ganglienzelle und muskulösem Endorgan; 2) centrifugales Hervorsprossen des Nerven aus dem Centralorgan (Medullarrohr)² und sekundäre Verbindung mit dem Muskel a) in Gestalt primordialer plasmatischer Ausflüsse, b) in Gestalt bereits specifisch differenzirter Achsencylinder; 3) centrifugales Hervorwuchern medullarer Zellenketten und Verbindung derselben mit dem Muskel; 4) centripetales Einsprossen der motorischen Nerven von peripheren Ganglienzellen her in das Medullarrohr, wobei diese Nerven a) als plasmatische Fortsätze oder b) als ausgebildete Achsencylinder oder c) als medullare Zellenketten zur Entwicklung kommen können. Bei 1, 2, 4a und 4b werden die Nervenscheiden durch besondere accessorische Zellen gebildet; bei 3 und 4c gehen aus den medullaren Zellenketten sowohl die Achsencylinder wie die Nervenscheiden hervor.

Alle diese Möglichkeiten sind von den verschiedenen ontogenetischen Untersuchern für die Entwicklung der Augenmuskelnerven erprobt worden.

1) Höhere Differenzirung eines von Anfang an (in Folge unvollkommener Blastomeren-theilung) bestehenden primordialen Verbandes. Diese bekanntlich bereits von C. E. VON BAER³ (1828)

¹ Hinsichtlich des Weiteren, insbesondere auch der genaueren Litteraturangaben, verweise ich u. A. auf meine Zusammenstellung (1888, pag. 908 ff.) und auf DOHRN (1901, pag. 138 ff.).

² Für die sensibeln Nerven werden die peripheren Ganglien (Ganglienleiste etc), sowie die mit diesen Nerven verbundenen Stellen der Haut und der Sinnesorgane als die Entwicklungscentren angegeben.

³ Der bezügliche Passus v. BAER's lautet (1828, pag. 110): »Dass die Ner-

hervorgehobene und von HENSEN (1864) weiter ausgebildete Anschauung fand namentlich bei GEGENBAUR, SEDGWICK, HALLER und mir Anklang, wurde aber von der überwiegenden Mehrzahl der Embryologen abgelehnt, da diese sie durch ihre Untersuchungen nicht bestätigen konnten. GEGENBAUR, HALLER und ich entschieden uns aus theoretischen Gründen für dieselbe, dies um so mehr, als uns die bisherigen Methoden und Ergebnisse der ontogenetischen Untersuchung für die Entscheidung dieser auch in ihrer praktischen Lösung sehr schwierigen Frage nicht zu genügen schienen, und wiesen zugleich auf weitere Wege der Forschung hin.

SEDGWICK (1894, pag. 96f.) bezeichnet die BAER-HENSEN'sche Hypothese als die wahrscheinlichste und statuirt im Bereiche des N. oculomotorius ein kernhaltiges, primitives Reticulum, welches Ciliarganglion und Boden des Mittelhirns verbinde und in welchem eine centripetalwärts fortschreitende Differenzirung zur Ausbildung des N. oculomotorius führe.

DOHRN (1901, pag. 167—179) hat diese Theorie einer Besprechung unterzogen, nach welcher ich als Anhänger derselben an mir verzweifeln müsste, wenn ich nicht den Trost hätte, dass ich wenigstens in keiner schlechten Gesellschaft Verurtheilter (v. BAER, HENSEN, GEGENBAUR, SEDGWICK) mich befinde.

Es ist hier nicht der Ort für eine ausführliche Erwiderung, die mir an sich gar nicht hoffnungslos erscheint und die ich mir vorbehalte. Jetzt sei nur hinsichtlich des rein Technischen der bisherigen bezüglichlichen ontogenetischen Methode erwähnt, dass die Behauptung DOHRN's von der Gewagtheit meiner Zweifel angesichts der auf die moderne Technik basirten embryologischen Untersuchungen (pag. 178) mich nicht überzeugt hat. Die in der embryologischen Schnitttechnik bisher angewandten Färbungs- und Aufhellungsmethoden scheinen mir nach wie vor für den Beweis eines wirklichen freien Endes oder

ven aus den sich bildenden Muskeln oder anderen Theilen in den Centraltheil hineinwachsen, ist mir wenigstens eben so unwahrscheinlich, als das Entgegengesetzte, da eine solche Entwicklung irgend eines Theiles von einem Ende zum anderen fort, so dass das eine Ende neuen Ansatz bekommt, mir sonst nirgends vorgekommen ist. Vielmehr scheint jeder Theil gleich ganz da zu seyn, und nur aus sich eine Entwicklung zu erfahren. Hiernach ist es wahrscheinlich, dass, sobald eine hinlängliche Differenzirung in den Bauchplatten oder anderen Theilen da ist, um Nervenmasse von anderer Masse, sey es auch nur auf der untersten Stufe der Differenzirung, zu scheiden, der Nerve seiner Ausdehnung nach immer ganz da ist und beide Enden hat, das centrale wie das periphere.[«]

einer wirklich frei endigenden Wachstumskeule nicht zu genügen. Ich wiederhole die 1897 pag. 737 von mir angeführte, von DOHRN aber ignorirte Beobachtung von RETZIUS, der mit feineren Methoden von der Wachstumskeule ausgehende sehr feine und ziemlich lange verzweigte Fasern nachweisen konnte, hebe die abfällige Beurtheilung der üblichen neurogenetischen Methoden durch einen der ausgezeichnetsten Techniker auf diesem Gebiete, APÁTHY, hervor und führe DOHRN's eigenes Geständnis (1901, pag. 106) an, dass z. B. die Frage, ob das Plasma nervenbildender Zellen verschmilzt oder getrennt bleibt, ob es überhaupt sich zu Fasern umwandelt etc., sich durch die Untersuchung der einfach in Sublimat erhärteten und mit Karmin gefärbten Schnitte schwerlich eruiren lasse¹. Auch weise ich auf die in dem letzten Decennium veröffentlichten Arbeiten von APÁTHY, HAMMAR, NISSL, GOLGI, ROHDE, RAMON Y CAJAL, RUFFINI, BETHE, NEAL u. A. hin, welche mit verfeinerten Methoden Strukturen und Zusammenhänge in dem nervösen Territorium zu Gesichte brachten, von denen die frühere Technik nichts kannte und welche zugleich in ihren mannigfachen Kontroversen zeigen, wie viel auf diesem neu erschlossenen Gebiete noch zu untersuchen übrig bleibt. Bezüglich dieser Feinheiten hat die ontogenetische Arbeit kaum noch begonnen. Ich bringe den unermüdlichen Bemühungen DOHRN's und anderer Embryologen auf nervösem Gebiete meine vollste Werthschätzung entgegen; aber man kann von mir nicht verlangen, dass ich abweichende Untersuchungen, die ich schon aus technischen Gründen für noch unfertige halte, im Widerstreit mit den wirklichen Verhältnissen als vollendete, die endgültige Lösung bringende anerkennen soll.

2a) Centrifugales Hervorsprossen plasmatischer Ausflüsse aus den Neuroblasten des Neuralrohres und frühzeitige Verbindung derselben mit den benachbarten Muskelanlagen. Diese Art der Entstehung, welche noch am nächsten an die

¹ Wenn DOHRN an einer anderen Stelle (1901, pag. 181) sagt, dass auch HARRISON's neueste »mit den modernsten Hilfsmitteln der Technik unternommene Untersuchung« von dem nach der HENSEN'schen Theorie verlangten latenten Fasernetz nichts gezeigt habe, so schätzt er die Technik HARRISON's (dessen vortrefflicher Arbeit auch ich jede Anerkennung zolle) weit höher ein als HARRISON selbst, denn dieser bemerkt am Eingange seiner Schrift (1901, pag. 356), dass er seine Schnitte meistens mit Hämatoxylin und Kongoroth gefärbt habe, aber von dem Gebrauche der specifisch neurologischen Methoden habe absehen müssen, weil ihm während des Ganges der Untersuchung kein frisches Material mehr zu Gebote stand.

BAER-HENSEN'sche Hypothese anschließt, aber im wesentlichen Unterschiede zu ihr eine primitive Trennung und sekundäre Verbindung der in Frage kommenden Elemente annimmt, ist m. W. zuerst von den Gebrüdern HERTWIG (1878, pag. 170) bei Wirbellosen behauptet und für die motorischen Nerven der Wirbelthiere namentlich von DOHRN (1888, pag. 291, Anm. 1, pag. 448 f.; 1891, pag. 4 f., pag. 12 f. [hier speciell auch für die Nn. oculomotorius und abducens]; 1901, pag. 179 f.) angegeben worden. Nach Ausbildung des Verbandes kommt es zur fibrillären Differenzirung der Nervenfasern; damit kombinirt sich früher oder später ein Austritt von Medullarzellen aus dem Neuralrohr, welche längs der Nervenfasern centrifugal weiter zu wandern scheinen und deren Funktion einstweilen durchaus räthselhaft und unbekannt ist (1891, pag. 37); 1892 (pag. 350 f.) werden dieselben theils als centripetal einwandernde Mesodermzellen, theils als centrifugal austretende Vorderhornzellen gedeutet. In der neuesten Veröffentlichung (1901, pag. 103 f., pag. 179 f.) wird dieser Wachstumsprocess für die Seitenhornfasern auch innerhalb des Medullarrohrs beschrieben, wobei bald nur ein partieller Austritt der Neuroblasten in Gestalt der plasmatischen Fortsätze, während der den Kern enthaltende Theil im Medullarrohr noch verbleibt, bald eine Auswanderung der ganzen Neuroblasten beobachtet wird; auch die Alternative einer späteren Aufnahme der blassen Zellen und ihrer Plasmabezirke in den Verband der Fasern wird erwähnt (pag. 107), wie überhaupt der ganze bezügliche Passus eine große Variabilität der Bildungsvorgänge andeutet, Vieles auch fraglich und dahingestellt lässt.

2b) Centrifugales Hervorsprossen der bereits specifisch ausgebildeten Nervenfortsätze der Neuroblasten und sekundäre Verbindung derselben mit der Muskulatur. Dieser Vorgang ist bekanntlich seit BIDDER-KUPFFER (1857)¹ von der überwiegenden Mehrzahl der Embryologen, von denen nur HIS, ROUGET, v. KÖLLIKER, SAGEMEHL, VIGNAL, ONODI, KASTSCHENKO, MARTIN, LENHOSSÉK, MINOT, VAN GEUCHTEN, GURWITSCH, HARRISON angeführt seien, allgemein für die motorischen Nerven angegeben worden. Für die Augenmuskelnerven vertreten ihn, wenn ich die betreffenden Autoren recht verstehe, speciell HIS (1888, pag. 365, die drei Augenmuskeln-

¹ Auch REMAK (1850—55) wird von Einigen als erster Vertreter dieses Entwicklungsmodus angegeben. Ich finde bei ihm keinen Passus, der dies unzweifelhaft belegte.

nerven), MARTIN (1890, pag. 344 f., die drei Augenmuskelnerven), DOHRN (1890, pag. 343: Nn. oculomotorius und abducens zum Unterschiede von den motorischen Spinalnerven beträchtlich später als diese entstehend und nicht als plasmatische Ausflüsse, sondern bereits in höherer Differenzirung und in mehr definitiver Gestalt den Verband des Medullarrohrs verlassend)¹, FRORIEP (1891, pag. 56 f.: peripherer, vom Ganglion bis zum Muskel erstreckter Abschnitt des N. trochlearis), PLATT (1891, pag. 95, aus dem Mittelhirn kommender Theil des N. trochlearis, N. abducens), v. KÖLLIKER (1896, pag. 308, die drei Augenmuskelnerven, im Anschluss an MARTIN), NEAL (1898, pag. 224 f., p. 236 f., N. oculomotorius, sowie N. trochlearis, letzterer aber nicht auf Grund von direkter Beobachtung). Die Ausbildung des Chiasma trochleare wird hierbei von MARTIN, dem MINOT (1894), v. KÖLLIKER (1896) und, wie es scheint, auch DOHRN (1901) z. Th. zustimmen, durch intramedullare Neuroblastenwucherungen erklärt; HIS und NEAL fanden es bei ihren jüngsten Embryonen bereits so wie bei Erwachsenen ausgebildet. — BEARD (1896, pag. 394) findet diesen Modus der Nervenentwicklung bei den höheren Wirbelthieren als den bevorzugten, während bei den niederen eine Entstehung aus Nervenzellenketten mehr in Erscheinung trete. Eine mit der Faserbildung verbundene Ortsveränderung der Neuroblasten innerhalb des Neuralrohres bis zu dessen Peripherie (Randzone) wird nach HIS' Vorgange von mehreren Ontogenetikern beschrieben, ein Austreten derselben, wie das DOHRN angiebt, aber abgeleugnet.

3) Centrifugales Hervorwuchern medullarer Zellenketten aus dem Neuralrohr und sekundäre Verbindung derselben mit den muskulösen Endorganen. Jede Zelle der Kette differenzirt sich, abgesehen von der ersten, welche die centrale Ganglienzelle bildet, in das entsprechende Segment der Nervenfasern und der Nervenscheiden, worauf die Nervenfasernsegmente vollkommen verschmelzen und den durchlaufenden Achsencylinder bilden. Der schon von SCHWANN (1839) angedeutete Aufbau des nervösen Apparates aus verschmelzenden Zellenketten wurde specieller von GOETTE (1875) und ROUGET (1875) und namentlich von BALFOUR

¹ In DOHRN's Veröffentlichungen von 1892 und 1901 ist nicht immer sicher zu sehen, ob DOHRN plasmatische Ausflüsse oder ausgebildete Achsencylinder im Auge hat. Auf pag. 256 der letzten Veröffentlichung macht er auf die Beziehungen der auswachsenden Lateralfasern zu den Ganglienzellenleisten aufmerksam, die entweder Material zu ihrem Wachsthum hergeben oder den Leitweg bei ihrem Auswachsen bilden.

(1876) ausgebaut und durch die Befunde der ontogenetischen Untersuchung zu beweisen gesucht. BALFOUR sind zahlreiche Autoren, wie MARSHALL, VAN WIJHE (wahrscheinlich), HOFFMANN, ENGELMANN, BEARD, BÉRANECK, PATERSON, v. KUPFFER, APÁTHY¹, DOHRN (1891, 1901), PLATT, HERRICK, RENAULT u. v. A., gefolgt. Von den ersten Begründern wurde hierbei nicht zwischen ektodermalen (medullaren) und mesodermalen Zellen der Kette unterschieden; erst BALFOUR und seine Nachfolger nahmen eine Bildung von nur ektodermalen, aus dem Neuralrohr hervorwuchernden Medullarzellen an. Speziell für die Augenmuskelnerven wird dieser Entwicklungsmodus angegeben von MARSHALL (1881, pag. 79 f.), v. KUPFFER (1890, pag. 529 f.²; 1895 B, pag. 35 f.³), HOFFMANN (1897, pag. 284 f., N. oculomotorius und N. trochlearis, obwohl nicht vollkommen gesichert), vielleicht auch von RABL (1889, pag. 221, Identität mit den Nn. oculomotorius und trochlearis mit Wahrscheinlichkeit angenommen). BEARD (1896, pag. 394), wie bereits bemerkt, giebt an, dass dieser Bildungsmodus im Gegensatz zu den höheren von den niederen Vertebraten bevorzugt werde. Auch scheint die von den Autoren beschriebene Verbindung der einzelnen Zellen der Kette zu dem Achsencylinder in wechselnder Weise, bald durch direkte Verschmelzung der zunächst nicht wesentlich verlängerten Ektodermalzellen, bald unter erheblicher Verlängerung und faseriger Sprossenbildung derselben sich zu vollziehen, wodurch es zu Darstellungen kommt, die Übergänge von diesem Modus (3) zum Modus 2 oder auch 4 zeigen (s. auch DOHRN 1901).

4) Hervorbildung aus Derivaten der (sensibeln) Ganglienleiste in loco, aber mit der Tendenz einer in centripetaler Richtung erfolgenden Verbindung mit dem Neuralrohr. Diese Art der Entstehung, welche sich insbesondere auf die Nn. oculomotorius und trochlearis bezieht, knüpft an die Beobachtungen von

¹ Namentlich APÁTHY (1891, pag. 362, sowie die folgenden bezüglichlichen Abhandlungen) unterscheidet scharf zwischen der den Anfang der Kette bildenden centralen »Ganglienzelle« und den kettenartig aufgereihten »Nervenzellen«, durch deren Verschmelzung der Nerv und seine Scheiden entsteht.

² v. KUPFFER nahm damit, wie er auf pag. 549 Anm. 1 hervorhebt, von seiner früher (BIDDER und KUPFFER, 1857) vertretenen Anschauung über die Entwicklung des Nerven Abschied.

³ Abgebildet (1895, pag. 33) wird von Ammocoetes ein bereits bestehender zelliger Verband zwischen der Ventralwand des Neuralrohres und der medialen Wand des vordersten präoralen Visceralbogens (N. oculomotorius), sowie zwischen der Dorsalwand des Neuralrohres, dem ersten Trigeminalganglion und der dorsalen Kante des vordersten präoralen Visceralbogens (N. trochlearis).

FRORIEP (1891, pag. 56 f., N. trochlearis) und PLATT (1891, pag. 94 f., centripetale Antheile der Nn. oculomotorius und trochlearis bei Selachiern) an und wurde danach bezüglich beider Nerven von MITROPHANOW (1892, pag. 3 f.; 1893, pag. 177 f.) und, wenn ich recht verstehe, hinsichtlich des N. trochlearis auch von DOHRN (1901, pag. 240) bestätigt. Vielleicht können auch HOFFMANN (1896, pag. 286 f., N. trochlearis) und SEWERTZOFF (1899, pag. 241 f.), wenigstens zum Theil auf Grund gewisser Beobachtungen, hier angeführt werden. Es handelt sich hier um Derivate¹ der Ganglienleiste des Trigemini sensu lat., von welcher aus durch eine in loco erfolgende Umwandlung der Nervenzellen oder eine centripetale Ausläuferbildung derselben der Verband mit dem Gehirnrohre eingeleitet wird. Nach DOHRN wächst der N. trochlearis von isolirten Elementen der Ganglienleiste von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hinein und greift dabei unter Bildung des von diesem Autor als centrale Kreuzung gedeuteten dorsalen Chiasmas in die Zellen des anderen Antimers hinüber. Bei Miss PLATT verbindet sich bei der Bildung des N. trochlearis mit der von dem peripheren Ganglion centripetal nach dem Gehirn vorschreitenden Zellenwucherung die schon oben (pag. 119) angegebene centrifugal aus dem Gehirn vorsprossende Faserbildung. Diese sehr eigenthümliche Entstehung zusammen mit dem dorsalen Austritte hat verschiedene Autoren veranlasst, den N. trochlearis als einen ursprünglich sensibeln Nerven aufzufassen, der erst sekundär motorische Eigenschaften gewonnen habe.

Diese kurze Übersicht, in der nur das Wesentlichste berücksichtigt wurde, zeigt, zu wie mannigfaltigen und heterogenen Befunden die ontogenetische Untersuchung über diese Entwicklungsvorgänge gelangte. Manche Differenzen scheinen mit einander vereinbar zu sein (s. oben pag. 120); im Großen und Ganzen bestehen aber hier Divergenzen, über die keine vermittelnde Brücke führt. Dabei begegnet man wiederholt Äußerungen, wonach dieser oder jener Untersucher von der Richtigkeit seiner jeweiligen Befunde so überzeugt ist, dass er kaum begreifen kann, wie andere Untersucher zu ganz abweichenden Resultaten gelangten. DOHRN, der auf diesem

¹ Die mit der Bildung des N. trochlearis in Verband stehenden Ganglienzellen (Nervenzellen) sind schon seit längerer Zeit bei Selachiern und Reptilien bekannt (cf. DOHRN, 1885, pag. 478; 1888, pag. 291 Anm. 1; HOFFMANN, 1889, pag. 338; OPPEL, 1890, pag. 623 u. v. A.).

Gebiete wohl am meisten gearbeitet, hat seine thatsächlichen Resultate und seine darauf gegründeten Anschauungen wiederholt gewechselt¹, und auch seine neueste Veröffentlichung ist von einem endgültigen Ergebnisse noch ein gutes Stück entfernt. In derselben (1901, pag. 183) bemerkt er selbst resignirt, »dass die Entscheidung der Frage, ob die Nerven aus Zellketten oder als Ausläufer einzelner, im Medullarrohre befindlicher Ganglienzellen entstehen, an den motorischen Nerven nicht endgültig zu gewinnen ist«.

Die große Schwierigkeit der Untersuchung erklärt zur Genüge die bisherige Unvollkommenheit und Discrepanz der Befunde. Bei aller Anerkennung der hier geleisteten Arbeit kann jedoch noch nicht gesagt werden, dass sich die ontogenetische Forschung auf diesem Gebiete als der wahre Lichtträger erwiesen habe.

b. Myomere Entwicklung der Augenmuskulatur und auf die Ontogenese gegründete Beurtheilung ihrer Nerven.

Mit VAN WIJHE'S an BALFOUR'S Untersuchungen anknüpfender Abhandlung (1882) begann eine neue Epoche in der ontogenetischen Beurtheilung der Augenmuskulatur.

Die Metameren resp. Myomeren des Kopfes lassen 1) dorsale oder mediale Abschnitte (Somiten) unterscheiden, welche in der Hauptsache den Rumpfmuskelmetameren entsprechen und durch ventral-motorische Nerven (Vorderhornnerven) versorgt werden, und 2) ventrale oder laterale Abschnitte (Branchiomerer)², welche durch Kiemenspalten unterbrochen eine Eigenthümlichkeit des Kopfes darstellen, mit der visceralen Muskulatur des Rumpfes eine gewisse Homodynamie zeigen und von lateral-motorischen Nerven (Seitenhornnerven) innervirt werden.

Diese Erkenntnis war in den Grundzügen bereits von BELL (1830) und anderen Anatomen und Physiologen auf vergleichendem und physiologischem Wege gewonnen worden (s. o. pag. 103 f. Anm. 1); VAN WIJHE'S ausgezeichnete Untersuchung lieferte aber dazu eine sehr willkommene ontogenetische Ergänzung.

¹ Er hat, wie aus der Zusammenstellung hervorgeht, abwechselnd die angeführten Möglichkeiten 2a, 2b, 3 und 4 beobachtet und vertreten.

² Auf die Frage der Kongruenz oder Inkongruenz der Somatomerie und Branchiomerie ist hier nicht näher einzugehen. Ich habe mich bereits früher denjenigen Autoren zugesellt, welche für eine primordiale Kongruenz und eine sekundäre Inkongruenz beider eintreten.

VAN WIJHE hatte gefunden, dass die drei ersten wohlausgebildeten Somiten des Hai-Embryo der Augenmuskulatur Entstehung geben: Der erste den vom N. oculomotorius versorgten Muskeln, der zweite dem M. obliquus superior, der dritte dem M. rectus externus.

Ein Theil der auf ihn folgenden ontogenetischen Untersucher gelangte zur Bestätigung von VAN WIJHE's Angaben; andere Embryologen fanden, dass diese oder jene Augenmuskeln nicht zum somitischen, sondern zum branchiomenen (visceralen) Gebiete gehörten¹. Auch wurden Inkongruenzen mit der VAN WIJHE'schen Regel in so fern angegeben, als z. B. einige Autoren viscerele Muskel-derivate von ventralen oder dorsalen Nerven versorgen (v. KUPFFER, 1895) oder dorsale Nerven zu somitischen Muskeln gelangen ließen (PLATT, 1891; HOFFMANN, 1900 u. A.). Noch andere Autoren (KASTSCHENKO, 1888; RABL, 1889, 1892 A) sprachen den vordersten Kopf-metameren jede Vergleichbarkeit sowohl mit Somatomeren (Somiten) als auch mit Branchiomenen ab². Einige, in weiser Vorsicht, enthielten sich einer definitiven Entscheidung in dieser gleichfalls nicht leichten Frage (so u. A. SEWERTZOFF, 1899).

In der Kürze gebe ich folgende, keineswegs vollständige Zu-

¹ So lässt u. A. v. KUPFFER (1895) das somitische Material in dem präoralen Bereiche zu Grunde gehen und den dorsalen Abschnitt der visceralen Muskulatur sich an dem Aufbau der Augenmuskeln betheiligen. SEWERTZOFF (1899) verzichtet ebenfalls auf eine Vergleichung der prämandibularen und mandibularen Höhle mit somitischen Antheilen und zählt den ersten Somiten erst im Bereiche der darauf folgenden Höhle. Auch DOHRN hat 1885 die Existenz von somitischen Antheilen der vordersten Metameren im Gebiete der Augenmuskeln bezweifelt, in seinen späteren Veröffentlichungen aber um so lebhafter behauptet.

² Die betreffenden Ausführungen der beiden genannten Autoren finden sich bei KASTSCHENKO (1888, pag. 460 f.) und RABL (1889, pag. 233 f., 1892, pag. 133). RABL insbesondere behauptete mit specieller Anführung von Gründen (s. 1889), dass die vor dem Gehörorgan gelegenen Metameren kaum eine entfernte Ähnlichkeit mit der Bildung der Urwirbel (metotische Kopfsomiten und Rumpfurwirbel) zeigten, und meinte, dass seine Beobachtungen mit Nothwendigkeit zu der Unterscheidung eines vorderen größeren unsegmentirten und eines hinteren kleineren segmentirten Abschnittes führen müssten. Für ihn sind somit die Augenmuskelnerven, der N. trigeminus und N. acustico-facialis mit ihren Verbreitungsgebieten auf der einen, die Nn. glossopharyngeus, vagus, hypoglossus und die Spinalnerven mit ihren Territorien auf der anderen Seite ganz verschiedene Gebilde. Sowohl seine bezüglichen Beobachtungen wie seine Auffassungen erfuhren in der Folge zahlreiche Angriffe und Widerlegungen (u. A. s. DOHRN, 1890, pag. 53 f., 1901, pag. 158 f.; PLATT, 1891, pag. 98, 99, 103; NEAL, 1898, pag. 221, 222; FRORIEP, 1901, pag. 372 Anm. 1) und dürften zum Theil außer von ihm wohl von Niemand vertreten werden.

sammenstellung über die bezüglichlichen Befunde der ontogenetischen Untersucher, wobei auch hier nicht immer eine sichere Einrangirung in diese oder jene Kategorie möglich ist.

1) Nervus oculomotorius und seine Muskulatur.

- a. Ventral-motorischer Nerv (somitische Muskulatur)¹: VAN WIJHE (1882), BEARD (1885), HOFFMANN (1886, 1894, 1896, 1897, 1899, 1900), HIS (1888), MARTIN (1890, motorische Wurzel desselben), DOHRN (1890: bei Torpedo Multiplum von drei bis vier, wenn nicht mehr Spinalnerven, 1891), ZIMMERMANN (1891), KÖLLIKER (1896), NEAL (1896, 1898).
- b. Ventral-motorischer Nerv (viscerale Muskulatur)²: v. KUPFFER (1894?, 1895).
- c. Lateral-motorischer Nerv (viscerale Muskulatur): BALFOUR (1878), MARSHALL (1881, 1882), DOHRN (1885, 1887), HOUSSAY (1890), HATSCHKE (1892: vermuthlich Abkömmling der visceralen Konstriktoren), SEWERTZOFF (1899, ohne sichere Entscheidung).
- d. Ursprünglich dorso-sensibler oder gemischter (dorso-sensibler und motorischer) Nerv mit sekundärer Reduktion des sensibeln Antheiles³: MARSHALL (1882), möglicherweise RABL (1889), MARTIN (1890), PLATT (1891), MITROPHANOW (1892, 1893), SEDGWICK (1894), vielleicht SEWERTZOFF (1899).

2) Nervus trochlearis und Musc. obliquus superior.

- a. Ventral-motorischer Nerv (somitischer Muskel)⁴: VAN WIJHE (1882), HIS (1888), MARTIN (1890, motorische Wurzel desselben), DOHRN (1890, pag. 316, 365: unbestimmt, ob Vorderhorn- oder Seitenhornnerv, wohl letzteres; 1891, pag. 28: Vorderhornnerv, vielleicht aus zwei Spinalnerven zusammen-

¹ Zur gleichen Anschauung gelangten auf nicht ontogenetischem Wege (Anatomie der erwachsenen Formen): BELL (1830), STANNIUS (1849), HUXLEY (1874/75), SCHNEIDER (1879), GASKELL (1886, 1889), STRONG (1890), FÜRBRINGER (1897), WIEDERSHEIM (1898), GAUPP (1899).

² Auch STANNIUS (1851) und LANGERHANS (1873) erblickten im histologischen Bau der Augenmuskeln eine mit den Visceralmuskeln übereinkommende histologische Struktur (s. oben pag. 104 f. Anm. 2).

³ So auch aus vergleichend-anatomischen Gründen SCHWALBE (1879, 1881), GASKELL (1889).

⁴ Die gleiche Anschauung vertraten auf Grund anatomischer Untersuchung an entwickelten Formen: STANNIUS (1849), HUXLEY (1874/75), SCHNEIDER (1879), GASKELL (1886, 1889), STRONG (1890), FÜRBRINGER (1897), WIEDERSHEIM (1898), GAUPP (1899).

gesetzt), vielleicht ZIMMERMANN (1891), vielleicht HOFFMANN (1894), v. KÖLLIKER (1896), NEAL (1896, 1898).

- b. Lateral-motorischer Nerv (visceraler Muskel)¹: BALFOUR (1878), MARSHALL (1881, 1882), DOHRN (1885, pag. 447: einstmals ein Kiemenmuskel; 1890, pag. 346 f.: wohl Seitenhornnerv und visceraler Muskel, doch Zugehörigkeit zu einem Vorderhornnerven nicht ausgeschlossen), HOUSSAY (1890), HATSCHKE (1892: M. obliquus sup. Abgliederung von der Muskulatur des Velum), v. KUPFFER (1894: M. obl. sup. visceral), SEWERTZOFF (1899: M. obl. sup. wohl visceral).
- c. Ursprünglich dorsaler Nerv (visceraler Muskel): DOHRN (1885: N. trochlearis höchst wahrscheinlich eine dorsale Wurzel [pag. 478 f.], M. obl. sup. zweifellos in die Kategorie der Kiemenmuskeln gehörend [pag. 447]), möglicherweise PLATT (1891), v. KUPFFER (1895: Nerv dorsal, Muskel visceral).
- d. Ursprünglich dorsaler Nerv (somitischer Muskel): HOFFMANN (1897, 1899, 1900).
- e. Ursprünglich dorso-sensibler Nerv mit sekundärer Umbildung in einen motorischen Nerven oder gemischter Nerv mit sekundärer Rückbildung des sensibeln Antheiles²: Möglicherweise RABL (1889), MARTIN (1890), OPPEL (1890), FRORIEP (1891), PLATT (1891), MITROPHANOW (1892, 1893), v. KUPFFER (1895), wohl HOFFMANN (1889, 1897, 1899, 1900), SEWERTZOFF (1899: wahrscheinlich ursprünglich gemischt).

3. Nervus abducens und Musc. rectus externus.

- a. Ventral-motorischer Nerv (somitischer Muskel)³: VAN WIJHE (1882), BEARD (1885), HIS (1888), DOHRN (1888; 1890, pag. 344: bei *Torpedo Multiplum* von 3—4 motorischen Spinalnerven), MARTIN (1890), OPPEL (1890), ZIMMERMANN (1891), PLATT

¹ Hierher gehört auch BELL (1830). — STANNIUS (1851) und LANGERHANS (1873) erblickten in der histologischen Struktur des M. obl. sup. den Typus der visceralen Muskulatur (s. oben pag. 104 f. Anm. 2). — Ich bin jetzt geneigt, den Nervus trochlearis den lateral-motorischen Nerven zuzurechnen, ohne aber damit zu behaupten, dass der M. obl. sup. desshalb ein branchiomerer (visceraler) Muskel sein müsse (s. oben pag. 104 f.).

² Aus nicht ontogenetischen Gründen behaupten dasselbe: SCHWALBE (1879, 1881), GASKELL (1889).

³ Gleichfalls aus nicht ontogenetischen Gründen gelangten zu dieser Auffassung: BELL (1830), STANNIUS (1849), HUXLEY (1874/75), SCHNEIDER (1879), GASKELL (1886, 1889), STRONG (1890), FÜRBRINGER (1897), WIEDERSHEIM (1895), GAUPP (1899).

- (1891), HATSCHKE (1892: prootisches Myomer), HOFFMANN (1894, 1896, 1897, 1899, 1900), v. KUPFFER (1894, pag. 58: wohl Seitenrumpfmuskel, doch Ableitung von einem Velummuskel nicht ganz ausgeschlossen; 1895, pag. 36, 72: der M. rect. ext. der Petromyzonten ist identisch mit dem der Gnathostomen, SEWERTZOFF (1895; 1899: bei Haien aus einem, bei Torpedo aus mindestens zwei Somiten gebildet), KÖLLIKER (1896), NEAL (1896: M. rectus ext. aus vier Metameren gebildet).
- b. Lateral-motorischer Nerv (visceraler Muskel)¹: BALFOUR (1878), MARSHALL (1881), DOHRN (1885, pag. 447: M. rect. ext. einstmals ein Kiemenmuskel), v. KUPFFER (1894, pag. 58: Ableitung aus dem Velum nicht ausgeschlossen, doch wohl eher Seitenrumpfmuskel).

Auch über die Reihenfolge und über die Zahl der Myomeren, welche sich an der Ausbildung der Augenmuskeln betheiligen, gehen die Angaben der Untersucher aus einander:

Für die Mehrzahl der Embryologen sind VAN WIJHE's Befunde maßgebend, wonach die von dem N. oculomotorius versorgten Muskeln aus dem ersten (prämandibularen) Kopfsegmente², der M. obliquus superior aus dem zweiten (mandibularen) und der M. rectus externus aus dem dritten prootischen Somiten entstehen, — somit für jeden eine monomyomere Ableitung. Insbesondere bestätigten KASTSCHENKO (1888), PLATT (1891), HOFFMANN (1897) und SEWERTZOFF (1899) — unbeschadet ihrer z. Th. abweichenden Deutungen der somitischen oder nicht-somitischen Natur dieser drei Segmente — VAN WIJHE's tatsächliche Angaben bei Haien.

¹ Auch hier geben STANNIUS (1851) und LANGERHANS (1873) an, dass die histologische Struktur des M. rectus externus derjenigen der visceralen Muskeln gleiche, während SCHNEIDER (1879) das Gegentheil behauptet.

² Wird die Anterior Head Cavity von Miss PLATT als erstes Segment gezählt, so verschieben sich die oben erwähnten Segmente um eines nach hinten, werden also zweites, drittes und viertes. — Ich nehme zugleich hier Gelegenheit, ein Missverständnis meinerseits (1897, pag. 640), betreffend die von VAN WIJHE (1894, pag. 110 f.) gegebene Homologisirung der vordersten Kopfmyomeren des Amphioxus mit denen der Gnathostomen, zurückzunehmen. VAN WIJHE hat damals wie neuerdings (1901, pag. 62) nicht angegeben, dass das erste gut ausgebildete Myotom des Amphioxus dem ersten (prämandibularen) Segment der Selachier entspreche, sondern vielmehr, dass dieses prämandibulare Segment bei ersterem reducirt ist und dass das erste Amphioxus-Myotom dem zweiten (mandibularen) Segment der Selachier entspricht.

DOHRN (1890, pag. 343 f.) gelangte durch seine Untersuchungen am jungen Torpedo-Embryo zur Annahme einer polymetameren Entstehung der Augenmuskeln und ihrer Nerven, derart, dass er den N. abducens von Torpedo als ein Multiplum von drei bis vier Metameren, den N. oculomotorius von vielleicht noch mehr beobachtete, während er hinsichtlich des N. trochlearis der monometameren Auffassung VAN WIJHE's zu folgen scheint, ein Jahr später (1891, pag. 28) aber eine Entwicklung des M. obliquus superior aus vielleicht zwei Myomeren vertritt. Beim Abducensmuskel wird zugleich (1890, pag. 355) auch die Frage erhoben, ob die zu seiner Bildung verwendeten Myotome nicht auch Material aus den hinter der Ohrblase befindlichen Metameren an sich gezogen haben, was sich aber wegen der im Laufe der Entwicklung stattfindenden Metamerenverschiebungen in jener Gegend wohl kaum mit voller Sicherheit ermitteln lassen werde. Über die Zahl und Folge der Kopfsomiten von Torpedo ist es bekanntlich zwischen DOHRN (1890), KILLIAN (1891), PLATT (1891), SEWERTZOFF (1899) und DOHRN (1901) zu mancherlei Kontroversen hinsichtlich der Befunde und Deutungen gekommen, die zur Zeit noch keinen einheitlichen Angaben Platz gemacht haben. Eben so fehlt noch die Vermittlung zwischen der großen Zahl der Kopfsomiten der Torpedo und der viel geringeren der Haie; auch hier ist erst von der Zukunft eine Klärung zu erhoffen¹.

Im Speziellen ist für die Augenmuskeln das Folgende angegeben worden.

Gegenüber der von DOHRN (1890) behaupteten Ausbildung der von dem N. oculomotorius innervierten Muskulatur aus drei bis vier Myomeren bei Torpedo wurde von der Mehrzahl der späteren Untersucher, insbesondere von PLATT (1891), HOFFMANN (1896 etc.), NEAL (1898) und SEWERTZOFF (1899) für die Haie und Rochen eine Mono-

¹ Wenn DOHRN auch neuerdings (1901) seine früheren Angaben von 1890 auf Grund der Einwände von SEWERTZOFF (1899) zum Theil korrigirt hat, so bestehen doch noch genug unvermittelte Divergenzen hinsichtlich des That-sächlichen. Seine Behauptung, dass die Zitterrochen die primordialen, die anderen Selachier (incl. Heptanchus) aber abgeleitete Verhältnisse in der Zahl und Anordnung ihrer Kopfsomiten repräsentiren, ist eine Auffassung, die von anderen Embryologen nicht getheilt wird und die noch sehr zur Diskussion steht. Auch ich bin zur Zeit nicht in der Lage, sie anzunehmen, verzichte aber hier, auf diese umfangreiche Frage einzugehen. — Noch weitere Differenzen ergibt die Vergleichung der ontogenetischen Verhältnisse bei den Selachiern und bei dem durch v. KUPFFER (1894, 1895) genauer untersuchten Amocoetes.

myomerie und zwar aus dem prämandibularen Metamer vertreten. Wie viel Somiten DOHRN jetzt in sie eingehen lässt, ist mir unbekannt.

Betreffs des *M. obliquus superior* wird ebenfalls von der überwiegenden Mehrzahl der ontogenetischen Untersucher (DOHRN, 1890 und 1901, PLATT, 1891, HOFFMANN, 1896 u. f. J., NEAL, 1898, SEWERTZOFF, 1899) eine monomyomere Entstehung aus dem mandibularen Segment angegeben; nur DOHRN (1891) führt auch die Möglichkeit einer Ableitung aus zwei Myomeren an. Über die specielle Stelle dieses Segmentes, aus welcher der *M. obliquus superior* hervorgeht, ist seit den Untersuchungen von Miss PLATT (1891) Übereinstimmung erzielt worden, indem nach dieser genauen Untersucherin auch HOFFMANN, SEWERTZOFF und, wenn ich recht verstehe, DOHRN (1901) in einer klaren Weise den dorso-rostralen Gipfel (resp. Fortsatz) desselben als den Ausgangspunkt für die Bildung des genannten Muskels bezeichnen¹. Von hier schnürt er sich dann ab und wandert bei den Gnathostomen von dem caudalen Bereiche des *Bulbus oculi* um dessen dorsale Cirkumferenz herum an den rostralen Bereich desselben¹.

Ungleich mannigfaltiger verhalten sich die Angaben über die speciellere Ontogenese des *M. rectus externus* der Selachier. PLATT und HOFFMANN treten für die Monomyomerie desselben (drittes Somit) ein; doch beschreibt Erstere (1891, pag. 85, pag. 102), dass direkt vor

¹ Auch bei anderen Wirbelthieren ist die speciellere Stelle der Entstehung des *M. obliquus superior* in der gleichen Weise am dorso-rostralen Gipfel des mandibularen Segmentes, an dem die Scheidung in Somatomer und Branchiomer nicht durchgeführt ist, beobachtet worden (vgl. u. A. hinsichtlich der Petromyzonten v. KUPFFER, 1895, pag. 33, bezüglich der höheren Säugethiere REUTER, 1897). Dass auch die Petromyzonten dieses ontogenetische Verhalten mit den Gnathostomen theilen, erscheint um so bedeutsamer, als bei den ersteren der Muskel sich nicht wie bei den ausgebildeten Gnathostomen an der dorso-rostralen, sondern an der ventro-caudalen Cirkumferenz des *Bulbus oculi* befindet, und weist darauf hin, dass in dem dorsalen Abgange des *N. trochlearis* von dem Gehirn und der Auslese des dorsalen Gipfels des mandibularen Myomers für den *M. obl. sup.* eine uralte Korrelation besteht. Ob dieser dorsale Gipfel für das betreffende Myomer als palingenetisch stets zur gleichen Körperhälfte gehörig aufgefasst werden muss (die herrschende, auch von DOHRN vertretene Auffassung), oder ob er aus dem anderen Antimer entstammenden Elementen besteht, die in der Ontogenese zufolge der verkürzten idiogenetischen Rekapitulation von Anfang an bereits auf der neu eingenommenen Seite beobachtet werden, ist für mich noch offene Frage. Doch unterlasse ich jetzt, auf diese Materie näher einzugehen, dies um so mehr, als die bisherigen Beobachtungen über diese Entwicklungsvorgänge noch unvollständige sind, zugleich aber die eingehende Darstellung von DOHRN's Befunden in Kürze zu erwarten ist.

der Anlage des *M. rectus externus* bei *Acanthias* das Rudiment eines großen Muskels zur Beobachtung komme, der aus dem hinteren Bereiche des mandibularen Metamers, ventro-caudal von dem *M. obliquus superior*, hervorgehe und sich später ganz zurückbilde. NEAL (1898) giebt einen Wechsel im Ursprunge der Wurzeln des *N. abducens* bei den verschiedenen Wirbelthieren an und kommt zu dem (DOHRN's Angaben von 1890 nahekommenden) Schlusse, diesen Nerven als den Versorger von vier Somiten aufzufassen, deren letztes bereits dem metotischen Bereiche angehöre. SEWERTZOFF (1899) leitet den *M. rectus externus* der Haie nur aus einem, nämlich dem dritten Segmente (resp. dem ersten wirklichen Somiten) ab, der aber eventuell aus der Verschmelzung zweier entstanden sei, während bei *Torpedo* sich zwei Segmente, das dritte und vierte, somit eventuell drei Segmente (bei Annahme der angegebenen Verschmelzung) an der Bildung dieses Muskels theiligten. Nach DOHRN (1901, pag. 208, 240) geht der von Miss PLATT beschriebene rudimentäre Muskel nicht zu Grunde, sondern bildet die größere vordere Portion des *M. rectus externus*, dessen Anfangstheil somit sein Material aus dem mittleren (zwischen *M. obliquus superior* und *M. adductor mandibulae* befindlichen) Abschnitte des mandibularen Segmentes bezieht. Über einen eventuellen metotischen Ursprung des *M. rectus externus* (1890) äußert sich DOHRN nicht in der Studie von 1901, beschreibt und bildet aber bei *Heptanchus*-Embryonen einen *Ramus recurrens nervi abducentis* ab, der sich als caudalste Wurzel dieses Nerven in das metotische Somitengebiet biegt und den Anfang des *M. subspinalis* innervirt. Somit eine ganz außerordentliche Variabilität und Mannigfaltigkeit in der Bildung dieses Nerven und Muskels bei nahe verwandten Thieren¹. Weitere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, wie viel hiervon den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, wie viel auf subjektive Momente der Beobachtung zurückzuführen ist.

Auch über die Zeit der Ausbildung der Augenmuskelnerven sind die Angaben der Autoren nicht einheitlich. Von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren wird gegenüber den anderen motorischen Nerven ein relativ später Entwicklungstermin angegeben,

¹ Auch über die Verlaufsrichtung der entstehenden *Abducens*fasern macht DOHRN bei den verschiedenen Selachiern recht verschiedene Angaben. Bei *Torpedo* (1890, pag. 343) verlaufen sie zuerst nach hinten, später nach vorn, bei anderen Selachiern (*Raja* und untersuchte Haie, cf. 1891, pag. 13) sind sie von Anfang an nach vorn gerichtet, bei *Heptanchus* (1901, Taf. IV Fig. 8) geht der eigentliche *Abducens* nach vorn, sein *R. recurrens* fast longitudinal nach hinten.

namentlich für den N. trochlearis, den die meisten Ontogenetiker als den am spätesten entstehenden Nerven bezeichnen. Im Gegensatze dazu und zu seinen früheren das Gleiche behauptenden Angaben hebt HOFFMANN (1897, pag. 287) hervor, dass der N. trochlearis, wie der N. trigeminus, zu einem der am frühesten sich anlegenden dorsalen Hirnnerven gehöre.

Auch für diesen Theil der ontogenetischen Untersuchungen über die Augenmuskelnerven und Augenmuskeln gilt das oben (pag. 121 f.) Gesagte: viele und in hohem Grade anzuerkennende Arbeit, aber wenig einheitliche und Aufklärung gebende Resultate. Wie hart es auch klingen mag, noch liegt auf diesem Gebiete im Wesentlichen ein Wirrwarr von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben vor, das für die Lösung der höheren und weiter greifenden bezüglichlichen phylogenetischen Probleme nicht ausreicht (FÜRBRINGER 1897, pag. 712). Und wenn zwei allgemeine Aussagen embryologischer Autoritäten angeführt werden dürfen, die eine von K. E. VON BAER (1828, pag. XXII), dass der Baum, aus welchem die Wiege jener Erkenntnis gezimmert werden soll, noch nicht gekeimt habe¹, die andere von C. VON KUPFFER (1894, pag. 65), dass wir uns am ersten Anfange einer Entwicklungsgeschichte des peripheren Nervensystems befinden, so gewinnen diese für das vorliegende Gebiet eine ganz besondere und wohl richtigere Anwendung als jener andere, so oft und so gern bei Betrachtung der bisherigen ontogenetischen Untersuchungen citirte Ausspruch VON BAER's (1828, pag. 231), dass die Entwicklungsgeschichte der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper ist. Gewiss ist sie dies; aber nur großer Arbeit erschließt sie sich, und nur aus wirklich großen Leistungen entsteht Licht. Auf dem vorliegenden Gebiete sind diese noch zu erwarten.

5. Einige Notizen über die Parietalorgane.

Die bisherige Kenntnis von den Parietalorganen der cranioten Wirbelthiere giebt uns wohl das Recht anzunehmen, dass hier in den verschiedensten Graden der Rückbildung befindliche dorsale Sinnesorgane für Licht- und Wärmeempfindungen vorliegen, welche

¹ Meine Anwendung des BAER'schen Ausspruches ist eine freie, indem derselbe sich nicht auf die phylogenetische Erkenntnis, sondern auf die Zurückführung der bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen bezieht.

von dem Dachgebiete des caudalen (postvelaren) Abschnittes des Zwischenhirns (und dem Anfange des Mittelhirns) in ähnlicher Weise Ausgang nahmen, wie die lateralen noch jetzt funktionirenden Augen von dem lateralen Bereiche der entsprechenden Gehirngebiete. Bei den Petromyzonten, namentlich aber bei den Reptilien sind diese Organe noch am wenigsten zurückgebildet und weisen namentlich bei gewissen Abtheilungen der letzteren Strukturen auf, welche, ungeachtet mancher Besonderheiten, doch nach Bildung des Bulbus und der nervösen Verbände mit dem Hirnrohr eine allgemeine Ähnlichkeit mit den beiden lateralen Augen darbieten. Nach den Schädeldecken fossiler Fische (Ganoiden), Amphibien und Reptilien (Foramen parietale) zu schließen, scheinen diese Parietalorgane zugleich in paläozoischer und mesozoischer Zeit eine weite Verbreitung gehabt zu haben.

Die genauere Untersuchung unter Berücksichtigung der ontogenetischen Verhältnisse hat zugleich gezeigt, dass in jener Gegend mindestens zwei Organe sich fanden, ein vorderes Parietalauge und ein hinteres Pinealorgan (Epiphysis), wobei zugleich Manches für eine ursprünglich paarige dorsale Anlage zu sprechen scheint, welche weiterhin, unter gegenseitiger Verschiebung zu einer scheinbar oder wirklich unpaaren Anordnung führte¹.

Jedenfalls aber legen die beobachteten Verhältnisse nahe², jene hintere Zwischenhirngegend, die sich auf den Anfang des Mittelhirns fortsetzt, als allgemeines primordiales Sehcentrum des Gehirnrohres aufzufassen und zugleich anzunehmen, dass aus demselben die beiden Kategorien des dorso-medialen oder dorso-medianen — je nachdem es paarig oder unpaar entstand — Parietalauges und des lateralen Augenpaares hervorgingen³, von denen im weiteren Gange der Phylogenie das erstere mit der ihm Ausgang gebenden Hirndecke in Rück-

¹ Auf diese noch wenig geklärten Verhältnisse gehe ich hier nicht ein. Bezüglich des Genaueren verweise ich auf GAUPP's vortreffliche zusammenfassende Monographie (1898), sowie auf die weiteren Veröffentlichungen von BUGNION (1897), DENDY (1899), STUDNÍČKA (1899, 1900), MINOT (1901) u. A.

² Diese Anschauungen enthalten nichts Originelles, sondern mögen wohl die Auffassung von zahlreichen Morphologen wiedergeben.

³ LOCY (verschiedene Veröffentlichungen von 1893 bis 1897, cf. GAUPP) tritt bekanntlich noch für weitere Augenanlagen hinter diesen beiden vorderen Paaren ein, hat aber bisher wenig Bestätigung gefunden. Da diese Anlagen nach den frühesten embryonalen Anfängen abortiren, kommen sie für die hier behandelte Frage nicht in Betracht.

bildung trat¹, das letztere aber zu immer höherer Entfaltung gelangte und damit auch eine höhere Ausbildung der hinteren Thalamusregion, der Corpora bigemina und schließlich des Occipitaltheiles des Großhirns herbeiführte.

Das parietale Organ steht durch einen kürzeren oder längeren nervösen Stiel, der zu dem Tractus (Nervus) opticus der lateralen Augen in Parallele gebracht werden kann, mit der Zwischenhirndecke in Verband. Sehr häufig ist bei weiter fortgeschrittener Reduktion dieser Verband gelöst und der Stiel mehr oder minder geschwunden. Die Entwicklungsgeschichte erweist aber seine Existenz, wie bei den lateralen Augen zuerst in Gestalt einer hohlen Ausstülpung, als das Ursprünglichere.

In den meisten Fällen befindet sich das reducirte Parietalauge innerhalb der Schädelhöhle oder innerhalb des Foramen parietale der dorsalen Schädelwand und ist hier in unbeweglicher Lage fixirt. Doch existiren auch Rudimente jener Parietalorgane, welche subcutan, außerhalb der Schädelwand oder in dem oberflächlichen Bereiche des Foramen parietale, wie in einer Art primitiver Orbita gelegen sind (Raja, Anuren, gewisse Agamidae und Iguanidae) und dabei noch einen leidlich entwickelten, von lockerem Bindegewebe umgebenen Bulbus darbieten (gewisse Reptilien), der selbst eine noch höhere Ausbildung aufweist, als z. B. die Rudimente der paarigen lateralen Augen der Myxinoiden. Für diese extrakraniell gelegenen Parietalorgane ist die Möglichkeit einer Bewegung durch eine von der Schädeloberfläche entspringende und an dem Bulbus inserirende Muskulatur nicht ausgeschlossen. Doch sind den Muskeln der Lateralaugen analoge Gebilde bisher nicht hier gefunden worden.

6. An die vorhergehenden Mittheilungen geknüpfte Folgerungen und Vermuthungen.

Die in 3, 4 und 5 zusammengestellten Befunde der vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Beobachtungen waren der Ausgang für meine 1897 mitgetheilte Idee betreffend den dorsalen und ultradorsalen Abgang des N. trochlearis und die Natur seines Muskels.

Es handelt sich also um einen motorischen Nerven, der aus einem an den Oculomotoriuskern anschließenden Kerne entspringt

¹ Einzelne Autoren haben hierbei auch progressive Entwicklungsvorgänge behauptet. Ich halte dies nicht für genügend fundirt.

und hierbei, wie wohl alle motorischen Nerven, eine partielle centrale Ursprungskreuzung darbietet, der in seinem intracerebralen Verlaufe mit den lateral-motorischen Nerven noch die meiste Ähnlichkeit aufweist, der aber — in Differenz zu allen anderen motorischen Nerven (insbesondere den Nn. oculomotorius und abducens) — nicht auf der gleichen Seite bleibt und an dieser weder ventral noch dorso-lateral austritt, sondern der eine zweite, in der Hirndecke gelegene, wahrscheinlich totale Austrittskreuzung mit dem Trochlearis der Gegenseite bildet und nun ultradorsal nach der anderen Seite des Körpers übertritt, sich hiërauf ventralwärts und darauf rostralwärts wendet und als dorsalster Augenmuskelnerv in die Dorsalfläche des M. obliquus superior — meiner Auffassung nach des M. obl. sup. der Gegenseite — eintritt und hier endet. Auch dieser Muskel nimmt bei den Gnathostomen von allen als primitiv zu beurtheilenden Augenmuskeln die am meisten dorsale Lage in der Orbita ein. Was sonst noch von cerebralen zu dem N. trochlearis gerechneten Faserzügen beschrieben wurde, repräsentirt entweder centrale Bahnen und Verbände mit den Nachbarnerven (unter denen der N. trigeminus, insbesondere dessen absteigende Wurzel, in erster Linie steht), oder sensible Fasern (die für die vorliegende, nur die motorischen Elemente des N. trochlearis betreffende Frage nicht in Anmerkung kommen), oder bedarf noch der weiteren Untersuchung und Aufhellung. Es ist möglich, dass diese uns ungeahnte Resultate und neue Fragstellungen bringen können; das liegt im Schoße der Zukunft. Auch da, wo der M. obl. sup. in mehr ventraler Lage, an der caudalen Cirkumferenz des Bulbus und der Orbita, sich befindet (Petromyzonten), zeigt der N. trochlearis im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei den Gnathostomen.

Die ontogenetische Untersuchung hat die dorsale Lage des N. trochlearis und des M. obliquus superior auch für sehr frühe Entwicklungsstadien bestätigt. Der M. obl. sup. entsteht nach den genaueren Darstellungen aus dem dorsalen Gipfel des mandibularen Myomers; hinsichtlich der specielleren Bildung des N. trochlearis sind die embryologischen Angaben noch keine einheitlichen. Wie die obige Zusammenstellung (pag. 115—130) ergibt, sind von den Ontogenetikern, unter denen sich zum Theil Embryologen ersten Ranges finden, fast alle Möglichkeiten, wie ein Nerv überhaupt sich bilden kann, erschöpft worden; jede fand ihren Gewährsmann, der sie durch die thatsächlichen Befunde seiner Untersuchung belegen zu können behauptete.

Es ist klar, dass in diesen ontogenetischen Befunden zahlreiche subjektive, d. h. von den Untersuchern begangene Cänogenien stecken, dass nur ein kleiner Theil der gemachten Angaben, mit wie großer Überzeugungstreue sie auch z. Th. sich darstellen, der Wirklichkeit entsprechen kann. Wie aber jetzt die richtige Auswahl treffen?

Nicht minder groß ist die Heterogenität der an die ontogenetische Untersuchung angeknüpften Auffassungen (s. oben pag. 92—99 und 115 f.). Nach wirklichen, in den Kern der Sache eingehenden Erklärungsversuchen für die mitgetheilten, z. Th. ganz außerordentlichen Eigenthümlichkeiten der Entstehung dürfte aber selbst der wohlwollendste Beurtheiler dieser ontogenetischen Arbeiten recht lange suchen.

Da ich mit der von embryologischer Seite behaupteten Umwandlung eines dorso-sensibeln Nerven in einen motorischen und mit dem angegebenen centripetalen Einwachsen motorischer Nervenfasern einstweilen nichts anzufangen wusste, auch der Auffassung des meiner Ansicht nach höchst eigenthümlichen Chiasma trochleare als einer den gewöhnlichen centralen Nervenkreuzungen gleichwerthigen Kommissur nicht zustimmen konnte und jedenfalls in dieser Deutung keine Erklärung für den ultradorsalen Abgang des N. trochlearis fand, so blieb für mich nur die Wahl, den dorsalen und gekreuzten Austritt dieses Nerven auf primordiale Vorgänge im Gebiete der motorischen Endorgane desselben zurückzuführen. Ich kam somit zur Annahme eines alten dorsal gelegenen Muskelpaares, welches mit dem einstmals besser entwickelten Parietalauge (oder Parietalaugenpaare) in Verband gestanden habe und jederseits durch einen dorsal vom Medullarrohr abgehenden motorischen Nerven¹, den Stammvater des N. trochlearis, innervirt wurde.

Gleich neben dem Parietalauge (Parietalaugenpaare) befanden sich, auf Grund von Locy's Angaben wohl rostral davon, die lateralen Augen, die damals noch eine einfachere Ausbildung und vermuthlich auch eine mehr dorsale Lage² aufwiesen als später. Diese, mit dem Parietalorgane verbundene und auch auf die lateralen Augen abirrende Muskulatur mag sich, wofür der eigenthümliche Verlauf

¹ Ungefähr nach der Art eines lateral-motorischen Nerven resp. durchgehenden Faserzuges der dorsalen Spinalnervenzurden, der vielleicht eine früh selbständig gewordene Differenzirung aus dem motorischen Trigeminus sensu latiori darstellen mag.

² Dafür spricht auch mit einiger Wahrscheinlichkeit die Lage der Augenhöhlen gewisser paläozoischer Fische.

ihres Nerven spricht, in sehr früher Zeit vom dorsalen Abschnitte eines (oder einiger?) nachbarlichen Myomers abgesondert haben und befand sich wohl, entsprechend der primitiven Beschaffenheit der parietalen und lateralen Augen, gleichfalls in einem sehr primitiven, wenig abgegrenzten und so zu sagen flüssigen Zustande mit veränderlicher Faserrichtung. Diese zu einem gewissen Theile schräg oder quer verlaufende Muskulatur besaß, wie auch andere auf die Medianlinie des Körpers gerichtete Muskeln, die Tendenz, über diese hinweg in das antimere Gebiet überzugreifen. Ein Hindernis für dieses Übergreifen, z. B. in Gestalt einer auf diese Augengegend aufgesetzten dorsalen Medianflosse, bestand in jener Gegend gewiss nicht. So war Freiheit zur Wanderung auf die Gegenseite gegeben¹. Mit der Rückbildung der parietalen Augen schwand die zu diesen eventuell gehörende Muskulatur; die mit den mehr rostral gelegenen lateralen (damals in ihrer dorso-lateralen Lage noch mehr neben einander befindlichen) Augen verbundenen Muskeln gingen dagegen nicht zu Grunde, sondern griffen und wanderten mit neugebildeten Fasern zugleich auf die Augen der Gegenseite über, wo sie sich danach unter Reduktion der auf der ursprünglichen Seite gelegenen Fasern immer ausschließlicher entfalteten und zur Ausbildung des *M. obliquus superior* gelangten, dessen Nerv mit seiner Austrittskreuzung — die also nach dieser Auffassung als eine ursprünglich periphere zu beurtheilen ist — noch die Vorgeschichte jener antimeren Wanderung seines Muskels enthüllen würde. Mit der höheren Ausbildung der Retina der lateralen Augen kam es zugleich zu einer voluminöseren Ausbildung der centralen Verbände und Projektionen derselben mit dem Gehirn, speciell zu einer höheren Entwicklung der Mittelhirndecke, welche sich caudalwärts über den Austritt des *N. trochlearis* ausdehnte und ihn überlagerte, wodurch ein Theil von dessen Wurzel mit dem *Chiasma trochleare* auch caudalwärts geschoben und zugleich in das centrale Gehirngebiet aufgenommen wurde. Die lateralen Augen beschränkten sich aber nicht auf jenen (event. von dem zweiten Myomer der Gegenseite abstammenden) dorsalen Muskel, sondern gewannen sehr früh auch Beziehungen zu einer (nach den gebräuchlichen ontogenetischen Angaben von dem ersten und dritten, vielleicht auch zweiten und eventuell noch mehr Myomeren abkömmlichen) mehr ventralen Muskulatur, die von den

¹ Auch sei auf die Hypothese einiger Embryologen über die gegenseitige Lageverschiebung des rechten und linken Parietalorgans hingewiesen, ohne dass ich hierbei weder Für noch Wider Stellung nehmen möchte.

Nn. oculomotorius und abducens innervirt wurde und in dem Maße, als sich die Augen in ventro-lateralwärts gehender Richtung weiter bewegten und dabei mehr und mehr entfalteten, zu immer höherer Differenzirung gelangte. —

Dies mehr in extenso mein Gedankengang von 1897, der lediglich auf Grund der jetzt bestehenden Verhältnisse die Phylogenese zu erschließen sucht und, wie ich nie verhehlt habe, die große Schwäche besitzt, dass er zur Zeit über keine direkten Beweise ad oculos verfügt. Wenn DOHRN und RABL von ihm sagen, dass er völlig überflüssig sei und besser nicht zu Papiere gebracht worden wäre, so ist das eine Privatmeinung der beiden Critici, in die ich nicht hineinreden will; dass er aber, wie DOHRN weiter behauptet, unmöglich sei, will mir zunächst nicht einleuchten.

Ich füge noch einiges Weitere hinzu, um dieses oder jenes Bedenken zu beantworten.

Meinem Gedankengange lag die Annahme zu Grunde, dass auch das parietale Auge (Augen) einstmals, im nicht verkümmerten Zustande, eine Muskulatur besessen habe. Diese Muskulatur ist bisher nicht nachgewiesen worden. Das ist aber noch kein Beweis, dass sie niemals vorhanden gewesen wäre. Wie viele Skeletgebilde haben laut paläontologischen Zeugnissen existirt, von denen uns die ontogenetische Untersuchung keine Kunde giebt! Es existiren aber auch laterale Augen, z. B. die der Myxinoiden und Typhlichthyden¹, bei denen m. W. bisher nicht die geringste Spur der bei anderen Vertebraten existirenden Augenmuskeln aufgefunden wurde. Wenn nun auch hinsichtlich der Augen der Myxinoiden bei der tiefen und separaten Stellung dieser Wirbelthierabtheilung die einstmalige Anwesenheit dieser Augenmuskulatur — die ich für wahrscheinlich halte und bezüglich deren DOHRN sogar 1884 den bisherigen Untersuchern den Vorwurf machte, dass sie deren Existenz noch nicht nachgewiesen hätten — Kontroversen bestehen können, so wird bei Typhlichthys das Vorkommen derselben in früherer phylogenetischer Zeit mit vernünftigen Gründen wohl nicht zu bezweifeln sein. Ferner gewähren aber alle die in minderem Grade der Verkümmierung bekannt gewordenen Parietalaugen in ihrer extracraniellen und subcutanen Lage², z. Th. in einer orbitaähnlichen Vertiefung der Schädeldecke², und in ihrer wie bei lateralen Augen gestielten Beschaffen-

¹ U. A. verweise ich auf KOHL's bekannte Untersuchungen (1892, 1893), welche auch die einschlägige Litteratur berücksichtigen.

² Bekannt ist, dass die lateralen Augen bei weitgehender Rückbildung

heit Verhältnisse, welche — im Vergleiche mit den näher untersuchten Fällen rudimentärer Lateralaugen¹ — der Annahme einer einstmaligen Parietalaugenmuskulatur nur günstige sind. Endlich sei auf den Fund von NICOLAS (1900) hingewiesen, der in den Parietalorganen der Säugethiere Rudimente einer quergestreiften Muskulatur nachweisen konnte².

Noch mehr Bedenken (DOHRN, 1901), aber auch Anklang (GASKELL, 1901) hat meine Annahme einer antimeren Überwanderung jener alten supponirten Augenmuskulatur erregt. Ich will hier nicht in das Gebiet der Arthropoden hinübergreifen, wie GASKELL thut (s. oben pag. 100 f.), sondern im Bereiche der Wirbelthieranatomie bleiben. Hier sind, worauf ich schon 1897 kurz hinwies, an den verschiedensten Stellen des Körpers die weitgehendsten Muskelwanderungen vom dorsalen ins ventrale Gebiet und umgekehrt, von vorn nach hinten und von hinten nach vorn und von der einen (rechten oder linken) antimeren Körperhälfte in die andere (linke oder rechte) nachgewiesen worden; der Verlauf des motorischen Nerven zeigt uns hier die von dem Muskel durchlaufene Wegstrecke. Jene antimeren Überwanderungen finden sich in einiger Verbreitung da in der ventralen Medianlinie, wo keine unpaare Medianflosse ein Hindernis für die Überwanderung bildet, also vom Kopf bis zur Analgegend. Ich erinnere nur an die altbekannten Fälle im Gebiete der *Nn. facialis, vagus* und *hypoglossus*, sowie die Überkreuzung gewisser Varietäten des *M. sternalis*. In der dorsalen Mittellinie war im hinteren Kopfbereiche und im Rumpfbereiche dafür kein Anlass und keine Gelegenheit, weil hier die durchgehende dorsale Medianflosse und die auf die Erhaltung des Gleichgewichts gerichtete Thätigkeit der Muskulatur der rechten und linken Körper-

sich weit von der Oberfläche entfernen (nach KOHL's Bildern und Messungen bei *Myxine* um die $2\frac{1}{2}$ fache, bei *Typhlichthys* um die 5fache Länge der Augenachse) und von dichtem Bindegewebe und selbst vorbeiziehender Muskulatur bedeckt werden, ferner, dass es selbst bei Reptilien noch zu einer Rückbildung der Orbita kommen kann (cf. KOHL).

¹ Siehe die vorhergehende Anmerkung.

² Ich erwähne diese, im distalen Bereiche der Epiphyse des Rindes und Kalbes gemachte Beobachtung zunächst nur, ohne sie für die vorliegende Frage zu verwerthen. Es handelt sich hier um einzelne unregelmäßig vertheilte Fasern, deren Nerven vollkommen geschwunden sind und die sich vermöge der weitgehenden Reduktion der mammalen Parietalorgane sens. lat. intracraniell finden. Es wird erst noch einer ausgedehnten vergleichenden Untersuchung bedürfen, ehe weitere Schlüsse an diese Beobachtung geknüpft werden können.

hälfte ein Übergreifen derselben in die antimere Seite verbot. Im vorderen Kopfbereiche, ebenda wo jene dorsalen Augen sich befanden, dürfte jenes dorsale Hindernis wohl nicht bestanden haben, und damit war die Möglichkeit einer Überwanderung gegeben.

Dass aber der *M. obliquus superior* auch in dem später eingenommenen Gebiete seine ursprüngliche Vagantennatur nicht aufgegeben hat, dass er von allen Augenmuskeln ganz besonders zu Wanderungen neigt, das beweisen die vergleichend-anatomisch (*Petromyzonten* und *Gnathostomen*) und ontogenetisch (jüngere und ältere Entwicklungsstadien) nachgewiesenen Fälle seiner Vorwanderung von der hinteren Cirkumferenz des Bulbus in die vordere, ferner aber auch der ungemeine Wechsel seines Ursprunges und seiner Insertion, die in gewissen Fällen wieder sekundär weit um die Achse des Bulbus herum in dessen lateralen Bereich übergreifen kann (vergl. namentlich P. FÜRBRINGER, 1875, GÖPPERT, 1894, NUSSBAUM, 1894, 1899 A und B, TIESING, 1895, ALLIS, 1897, 1899, CORNING, 1900, HARMAN, 1900, LEDOUBLE, 1900, COLE and JOHNSTONE, 1901).

7. Fragen Dohrn's.

DOHRN legt mir (1901, pag. 237—239) mit Rücksicht auf meinen Erklärungsversuch eine Anzahl von Fragen vor, von deren Beantwortung oder Nichtbeantwortung durch mich er abhängig macht, ob ich überhaupt die Prätionen der vergleichenden Anatomie gegenüber den Ontogenetikern rechtfertigen könne oder nicht.

1. Wann, fragt er mich, solle die Bildung des Parietalauges stattgefunden haben? Dies könne doch, so weit ontogenetische Nachrichten bisher noch als beweiskräftig angesehen wurden, erst nach geschlossenem Nervenrohre geschehen sein; es sei aber nicht leicht zu begreifen, wie dasselbe vorhanden sein sollte, ehe es zur Bildung des Medullarrohrs gekommen war (pag. 237 f.).

Selbstverständlich gehe ich in diesem Punkte ganz eins mit DOHRN, und es ist mir unbegreiflich, wie er auf die Idee gekommen ist, ich hätte eine Bildung dieses Parietalauges vor geschlossenem Neuralrohre angenommen. Hätte er in dem Abschnitte der Spino-occipitalen Nerven (1897), von dem er einen Theil der Seiten 712 und 713 selbst abdruckt, nur 1 bis 2 Seiten weiter gelesen, so hätte er gesehen, wie ich das centrale Nervensystem sehr früh (Ende von pag. 713 und Anfang von pag. 714) zum Nervenrohr schließen und erst in einem noch späteren, danach doch selbstverständlich mit ge-

geschlossenem Nervenrohre versehenen Stadium (pag. 715) die Sehorgane und andere Sinnesorgane zur Ausbildung gelangen ließ.

2. Die zweite Frage DOHRN's (pag. 238) zerfällt in eine Anzahl von Theilfragen, die sämmtlich von der Voraussetzung ausgehen, als ob ich eine Entstehung des Parietalorgans aus der offenen Medullarrinne angenommen hätte. Bezeichnend ist, wie mir DOHRN am Schlusse dieser Fragengruppe eine geradezu widersinnige Alternative (antimere Durchschiebung der Muskulatur zwischen der Medullarplatte und der Chorda resp. dem Darm, — also durch die Schädelbasis hindurch oder ventral von ihr) zutraut, wo ich doch nur immer von einer ganz dorsalen Lage der betreffenden Muskeln gesprochen habe. Ich beklage meinen Criticus aufrichtig ob seiner vergeblichen Liebesmühe, deren es nicht bedurft hätte, wenn er die Abhandlung von 1897 genauer gelesen hätte.

3. Auch diese Frage DOHRN's (pag. 238) fällt, so weit sie auf den noch offenen, plattenförmigen Zustand des späteren Neuralrohrs Bezug nimmt. Im Übrigen verweise ich auf die obigen Ausführungen (pag. 134 f.). Da ich das Parietalorgan (resp. die Parietalorgane) phylogenetisch erst aus dem geschlossenen Nervenrohr hervorgehen lasse, so wird die Muskulatur desselben gewiss nicht früher zur Ausbildung gekommen sein als das Hauptorgan selbst, sondern doch wohl erst, nachdem dieses bereits eine Zeit lang bestanden und zu relativ höherer Entwicklung gelangt war. Wie schon angegeben, nehme ich vermuthungsweise an, dass die Stelle des Myomers, von der aus die bezügliche aberrative Muskelbildung erfolgte, im dorsalen Gebiete (Gipfel) desselben gelegen war und dass der bezügliche Nerv (der Vorfahre des N. trochlearis) in dorso-lateraler Richtung sich von seinem Kerne nach seinem Muskel erstreckte.

4. DOHRN fragt hier mit Rücksicht auf meinen Erklärungsversuch (pag. 238 f.): »Durch welche Einflüsse wurden die Muskelfasern dazu geführt, auf die andere Seite überzuwandern?, wesshalb konnten sie nicht auf der ursprünglichen Seite bleiben?, und führt als Beispiele dorsaler Muskelwanderung ohne antimeres Übergreifen die zahlreichen Muskeln der unpaaren Rückenflosse an.

Ja, wenn wir schon so weit wären, die Vorgänge in der Natur zu begründen, die ganze causale Kette ihres Entstehens und ihrer weiteren Entwicklung bis ins Detail zu verfolgen! Mit demselben, vielleicht mit noch größerem Rechte könnte ich, anknüpfend an DOHRN's vorläufige Mittheilungen über die Entwicklung des N. trochlearis (1901, pag. 240) fragen: Warum wächst dieser motorische Nerv,

entgegen der herrschenden Annahme über die Entstehung motorischer Nerven, von der Peripherie her in das Medullarrohr hinein; warum bleibt er dabei nicht auf seiner Seite, sondern greift — also auch nach DOHRN eine Wanderung ins antimere Gebiet! — in das andere Antimer des Neuralrohrs hinüber; warum wählt er dabei nicht den üblichen Weg ventral von dem Centralkanal (Ventrikel), sondern dorsal von demselben; durch welche Einflüsse gelangt er auf diesem Wege zu jenen centralen Zellen, die später seinen Kern bilden; oder bringt er dieselben gleich von der Peripherie mit als rückläufig sich bewegende Centren, die sich erst sekundär in dem Medullarrohr etabliren? Ich warte aber gern erst DOHRN's ausführliche Mittheilungen ab, die ja wohl mit der genauen Schilderung der sicher beobachteten ontogenetischen Vorgänge auch die causale Begründung derselben bringen werden. — Meine Annahme der antimeren Wanderung der *Mm. obliqui superiores* gründete sich auf die Existenz der Austrittskreuzung im Chiasma trochleare, die ich, wie oben ausgeführt, der gewöhnlichen centralen Ursprungskreuzung der Nervenwurzeln nicht gleichzusetzen vermochte; sie war eine palingenetische Rekonstruktion aus jenem beobachteten Verhalten.

Wenn aber DOHRN, wie es scheint zum Gegenbeweise, das Verhalten der Muskeln der dorsalen unpaaren Rückenflosse, welche nicht auf die andere Seite überwanderten, anführt, so dürfte dieser Grund wenig Konsistenz haben. Hier bildet die unpaare dorsale Flosse die in ihrer dorsalen Lage unveränderte¹ Barrière, welche rechte und linke Seite des Körpers über die dorsale Rumpfkante hinaus scheidet, wo eine Überwanderung der sie bewegenden Muskulatur auf die andere Seite vernünftiger Weise nicht zu denken ist. Und selbst ohne diese Flosse liegt es im Interesse der exakten Wirkung des rechten und linken Seitenrumpfmuskels, dass beide sich hier nicht vermengen. — Ganz anders dagegen in jenem vorderen Kopfbereiche, wo Parietalorgane und laterale Augen sich befinden, wo eine unpaare dorsale Flosse nicht existirt, wegen der daselbst befindlichen Sehorgane gar nicht existiren kann, wo zugleich

¹ DOHRN ließ sie allerdings früher aus paarigen Reihen von Parapodien zusammenwachsen (1884, pag. 79). Sollte er diese Anschauung jetzt noch festhalten, so ist doch keine Vergleichbarkeit mit dem Verhalten der lateralen Augen gegeben; denn DOHRN's Parapodien bewegten sich nach seiner Theorie zur dorsalen Mittellinie, um daselbst zur unpaaren Medianflosse zu verschmelzen, während die lateralen Augen im Gegentheile vom dorso-lateralen Gebiete in das laterale resp. ventro-laterale streben.

die lateralen Augen in ihrem weiteren Entwicklungsgange sich mehr und mehr von dem dorsalen Gebiete entfernen. Hier fehlt¹ die morphologische und physiologische Barriere für das antimere Übergreifen aberrativer Muskelelemente auf die zuerst dorso-lateral gelagerten Lateralaugen, hier können jene Elemente mit der weiteren Entfernung dieser Augen von der dorsalen Medianlinie mehr und mehr und endlich ausschließlich in die antimeren Körperhälften übergeführt worden sein. — Und wenn DOHRN von anderen Bildungen, die sich in der Mittellinie berühren oder verschmelzen, betont, dass dieselben von beiden Seiten gleichmäßig nach der Mitte streben und erst nachträglich sich verbanden, so ist dies gewiss eine allgemein angenommene Wahrheit; er vergisst aber dabei, jener wohlbekannten Fälle sich zu erinnern, wo die Muskulatur mit ihren Nerven nicht an der ventralen Medianlinie Halt macht, sondern nachweislich über sie hinaus in das antimere Gebiet übergreift (s. oben pag. 137).

DOHRN's nächste Publikation wird über die Trochlearisfrage und die Entwicklung der Augenmuskeln und ihrer Nerven uns hoffentlich die volle Klarheit bringen. Begreiflicher Weise sehe ich dieser Veröffentlichung mit großem Interesse entgegen und ich will DOHRN von Herzen wünschen, dass es ihm jetzt endlich gelingen möge, auf diesem Gebiete etwas von wirklicher Dauer zu leisten. Und wenn diese Abhandlung jene Entwicklungsvorgänge in vollkommen gesicherter und erschöpfender Weise zur Darstellung bringen wird, so werde ich die Beseitigung meiner jetzigen Anschauungen und meines bisherigen Erklärungsversuches durch die von ihm uns geschenkte bessere Erkenntnis gern und freudig begrüßen.

¹ Dieser Angabe scheinen die Pleuronectidae, deren Dorsalflosse rostral bis über die Augen hinaus ausgedehnt ist, zu widersprechen. Die Innervationsverhältnisse und die Entwicklung derselben haben aber gezeigt, dass diese Ausdehnung in den vorderen Kopfbereich eine sekundäre ist, die erst nach der asymmetrischen Gestaltung des Vorderkopfes (die das eine Auge neben das andere auf die gefärbte, bald rechte, bald linke Seite führte) eintritt, und zwar nicht als eine wirkliche dorso-mediane Verlängerung der Rückenflosse, sondern vielmehr als eine von der Medianlinie abweichende pseudomediane (>pseudomesial«, TRAQUAIR) Erstreckung derselben nach vorn (cf. TRAQUAIR, 1865, COLE and JOHNSTONE, 1901). Auch der von NISHIKAWA (1897) beobachtete abweichende Entwicklungsvorgang bei einer nicht näher bezeichneten Species bietet ein besonderes Interesse dar: hier ist die Dorsalflosse bereits im symmetrischen Larvenstadium bis zum vorderen Kopfe entwickelt, zeigt aber im Bereiche der Augen eine Lücke, welche der Durchwanderung des rechten Auges nach links dient und sich erst danach schließt.

8. Rabl's Kritik.

Viel einfacher und flotter als DOHRN geht RABL in seiner Polemik gegen mich vor.

Wie wir auch noch weiter unten sehen werden, wirkt RABL gern durch groteske Parallelen und Beispiele auf seine Leser. Diese Methode ist an sich ganz praktisch, eindrucksvoll und gewiss nicht übel, — aber die Vergleichenungen müssen schlagende sein und dürfen nicht hinken.

Um zu zeigen, dass mein Erklärungsversuch, das Muster der von der GEGENBAUR'schen Schule geübten fehlerhaften Methode, besser gar nicht zu Papiere gebracht worden wäre, schreibt er (1901, pag. 529 f.): »Wesentlich dieselben Argumente würden zu dem Schlusse führen, dass die totale Opticuskreuzung dadurch entstanden sei, dass einmal das rechte Auge nach links und das linke nach rechts gewandert sei; die partielle aber dadurch, dass die beiden Augen nach zurückgelegter Wanderung wieder auf ihren ursprünglichen Platz zurückgekehrt seien. FÜRBRINGER nennt seinen Erklärungsversuch eine — ‚Idee‘, ja ‚ein Programm für künftige Untersuchungen‘!«

RABL parallelisirt hier den Opticus mit dem N. trochlearis und den nervösen Theil des Auges, d. h. die Retina, mit dem Musculus obliquus superior.

Bisher hat man angenommen und den jungen Medicin-Studirenden gelehrt, 1) dass der M. obliquus superior ein peripherer Muskel und der N. trochlearis ein zu ihm gelangender peripherer Nerv sei, 2) dass die Retina ein durch mehrfache Lagen centraler Ganglienzellen und durch ein specifisch differenzirtes Ventrikelepithel charakterisierter Abschnitt des centralen Nervensystems und der Opticus eine cerebrale Nervenbahn sei, welche die centrale Retina mit anderen centralen Theilen des Gehirns verbinde, und hat dem zufolge die Austrittskreuzung des Nervus trochlearis und das Chiasma opticum als toto coelo verschiedene Dinge betrachtet. Anders der Prager Professor der Anatomie. Mit einer bewunderungswürdigen Leichtigkeit wirft er gänzlich unvergleichbare Dinge zusammen und bringt, um meine Ausführungen lächerlich zu machen und um die Nichtigkeit der von GEGENBAUR und seinen Schülern vorgebrachten physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen darzuthun, Argumente herbei, die wie die Faust aufs Auge passen.

Verdienen die hier von RABL vorgebrachten vielleicht die Namen: physiologische und entwicklungsgeschichtliche Erwägungen? Ist dies die neue verfeinerte und vervollkommnete physiologische und entwicklungsgeschichtliche Methode, welche die GEGENBAUR'sche Schule sich zum Muster und Vorbild nehmen soll?

Ich bin zu höflich, um RABL sein an mir und der GEGENBAUR'schen Schule geübtes Urtheil zurtückzugeben; ich danke ihm vielmehr dafür, dass er an uns eine derartige Kritik übte, denn es war mir ganz interessant, auf diese Weise auch seine physiologische Methode kennen zu lernen und in seine wissenschaftlichen Gedankengänge einen Blick zu thun. Und ich denke, auch mancher Leser wird sich daraus seine Nutzenanwendung bezüglich der RABL'schen Methode ziehen.

9. Schlussbemerkung.

Oben (pag. 113, 133) habe ich bereits betont, dass ich nur einen Theil der Trochlearis-Frage, den der relativ am besten gesicherten vom STILLING'schen Trochleariskern bis zum M. obliquus superior verlaufenden motorischen Fasern, behandle, dagegen von der Besprechung anderer Theile dieser Frage, wie der centralen Verbände, der eventuellen sensibeln Trochlearisfasern, der Beziehungen zu den übrigen Augenmuskelnerven und zu dem Trigeminus etc. für jetzt absehe. Eine Fülle von Problemen eröffnet sich hier; aber die Grundlagen sind hierfür noch viel zu wenig gesichert. Gerade jetzt, wo eine intensivere Arbeit verschiedener Untersucher begonnen hat, sind wir sowohl hinsichtlich der fertigen Gebilde als hinsichtlich ihrer Entwicklung weiter als je entfernt von einheitlichen Erkenntnissen. Ein großes Maß von Arbeit ist hier noch zu thun.

Und es kann sein, dass der bescheidene Gedankengang, den ich 1897 in gedrängter Form und jetzt etwas ausführlicher entwickelte, sich, so weit hierbei das Parietalorgan in Frage kam, nicht beweisen lassen wird oder sich selbst als irrig erweisen mag, dass der wunderbare Bogen des N. trochlearis uns vielleicht dereinst eine ganz andere Geschichte erzählen wird, — das aber steht fest, dass der ganze Bogen von seinem Anfange bis zu seinem im anderen Antimer liegenden Ende behandelt werden muss und dass die eigentliche Aufgabe erst dann als wirklich in Angriff genommen betrachtet werden kann, wenn die großen Eigenthümlichkeiten, welche auch sonst die Ontogenese dieses Nerven darzubieten scheint, zu erklären

und auf den gewöhnlichen Typus der Nervenentwicklung zurückzuführen versucht wurden.

Darauf hinzuweisen war mir unendlich wichtiger als das Wenige, was ich selbst zum Verständnis des Trochlearis beizutragen suchte, und ich glaube, dass die gewissenhafte Untersuchung uns hier noch weitere und allgemeinere Erkenntnisse über die Leistungsfähigkeit der ontogenetischen Forschung, auch mit Rücksicht auf die palinogenetischen und cänogenetischen Momente bringen wird.

II. Rabl's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage.

RABL's »Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten« (1901) behandeln im ersten Abschnitte den Ursprung der paarigen Flossen. RABL giebt sich darin, wie nach seinen früheren Äußerungen zu erwarten war, als einen überzeugten Anhänger der Seitenfaltentheorie und einen ausgesprochenen Gegner der GEGENBAUR'schen Archipterygiumtheorie zu erkennen und sucht aus physiologischen Gründen nachzuweisen, dass aus den paarigen Flossensäumen (Seitenfalten) gerade zwei Paar Flossen, die Brust- und Bauchflosse, entstehen mussten und dass das gleiche Princip auch zur Ausbildung der sehr einfach gestalteten vorderen und hinteren Extremität bei den Vorfahren der Dipnoer und Amphibien geführt habe. Von diesen primitiven, den Gliedmaßen von Protopterus und Lepidosiren am nächsten kommenden Extremitäten werden im zweiten Abschnitte der Abhandlung auf ontogenetischem und vergleichend-anatomischem Wege die Extremitäten der pentadactylen Thiere abgeleitet. Der letzte Abschnitt des Textes nennt sich »Historisch-kritische Bemerkungen zur Archipterygiumtheorie«, enthält aber im Wesentlichen nur ein unausgesetztes Polemisiren gegen GEGENBAUR's bezügliche Abhandlungen bis zum Jahre 1895. Aber auch durch die vorhergehenden Abschnitte zieht sich wie ein rother Faden die Polemik gegen diesen Morphologen und seine Schule, mag sie sich nun gegen naheliegende oder künstlich herbeigezogene Dinge wenden. Ein voll geladenes Herz ergießt sich in diesen Expektorationen. Den Beschluss der Arbeit bildet die Zusammenstellung der Anmerkungen und die Erklärung der Abbildungen auf den zwei beigegeführten Tafeln.

1. Rabl's Kunst der Berichterstattung und Polemik.

RABL geht davon aus (1901, pag. 474, 475), dass in den letzten Jahren wiederholt der Versuch gemacht worden sei, »der Archipterygiumtheorie, deren Glanz unter dem Einflusse der Untersuchungen über die Entwicklung der paarigen Extremitäten schon sehr im Verblassen begriffen war, wieder zu neuem Ansehen zu verhelfen«. »Allen diesen Versuchen wohnt die Tendenz inne, zu zeigen, dass keine einzige der Thatsachen, mit denen uns die Entwicklungs-geschichte bekannt gemacht hat, mit der Archipterygiumtheorie im Widerspruche steht. Diese Tendenz ist indessen eine durchaus verkehrte; sie schlägt den Thatsachen direkt ins Gesicht. Nach Allem, was wir über die Entwicklung der paarigen Flossen der Selachier und Störe wissen, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass diese Flossen eine metamerische Anlage haben und dass ihnen ein metamerischer Bau zukommt. Es handelt sich hier nicht etwa um mehr oder weniger sichere Deutungen, sondern um leicht zu konstatirende, vollkommen sicher stehende Thatsachen. Jeder, der im Stande ist, vorurtheilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten, wird nicht einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben können, dass Muskeln, Skelet und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind¹ und er wird sich daher auch ein Urtheil darüber bilden können, welcher Werth solchen Behauptungen zukommt, wie derjenigen von BRAUS, welche lautet: ,Der wahre Sachverhalt zeugt gerade entgegengesetzt der Meinung RABL's für eine ursprüngliche Diskrepanz zwischen Muskel und Skelettheilen, welche erst allmählich und successive einer annähernden oder völligen Konkordanz beider Platz macht²«. — »Ich brauche kaum zu erwähnen, dass die Thatsache der metamerischen Anlage und des metamerischen Baues der Selachier- und Ganoidenflossen allein genügt, um der Kiemenbogen-Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's jeden Boden zu entziehen.«

Ähnliche Passus kehren auch auf pag. 535 und 536 wieder, und in den mit ¹ und ² bezeichneten Anmerkungen wird gesagt:

¹ (pag. 540) »Es wurden von mir in Bonn Präparate von *Torpedo ocellata* demonstriert, welche zeigen, dass von den frühesten Stadien an zwischen den Anlagen der Radien und der Muskeln »Concordanz« und nicht »Discrepanz« besteht. BRAUS meinte nun, für *Torpedo* leugne er die »Concordanz« nicht, wohl aber für *Spinax* —! Vielleicht hält er es auch für möglich, dass das Nerven-

system bei *Torpedo* aus dem Ektoderm, bei *Spinax* aus dem Entoderm entstehe?«

² (pag. 540) »HERMANN BRAUS, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Aus: SEMON, Zoologische Forschungsreisen. I. Jen. Denkschr. IV. 1900, pag. 267.«

Man sieht, es fehlt RABL nicht an Sicherheit und Bestimmtheit in seinen Behauptungen und Ausdrücken, und wer in diesen Fragen nicht erfahren ist, RABL aber unbedingten Glauben schenkt, der kann sich natürlich des Eindruckes nicht erwehren, dass die Anhänger und Vertheidiger der Archipterygiumtheorie, d. i. GEGENBAUR und seine Schule, eine ganz minderwerthige Gesellschaft repräsentiren, welche eine Position, der — wie kaum mehr erwähnt zu werden brauche — durch die von den Ontogenetikern geförderten Thatsachen längst jeder Boden entzogen worden, in beschränkter Verstocktheit noch festhält, die aber auch nicht im Stande ist, ein bezügliches Präparat vorurtheilslos zu betrachten, und welche mit ihren Behauptungen den Thatsachen direkt ins Gesicht schlägt.

a. Vorgehen gegen Braus.

Besonders charakteristisch ist die gegen BRAUS gerichtete Anmerkung (1 pag. 540). Auch hier bedient sich RABL eines seiner grotesken Vergleiche und schiebt BRAUS eine Auffassung der Entstehung des Nervensystems bei zwei verwandten Selachiern als möglich unter, die der bare Unsinn ist und an die natürlich BRAUS eben so wenig wie irgend ein anderer Morpholog jemals gedacht hat. Das weiß RABL ganz gut, — aber er sagt es doch, um damit die Behauptung von BRAUS recht drastisch zu illustriren. Und auch hier bringt er wieder einen Vergleich, der wie die Faust aufs Auge passt.

Wer die bezüglichlichen Verhältnisse kennt, der weiß, dass BRAUS die Richtigkeit der RABL'schen Befunde und Zählungen an *Torpedo* nicht beanstandete, sich jedoch gegen eine Verallgemeinerung dieses speciellen Falles auf andere Selachier wandte und dies unter Berufung auf den von ihm genauer untersuchten *Spinax*, der ein ganz anderes, gar nicht concordantes Verhalten zwischen Muskeln und Radien der paarigen Flosse zeigt, exemplificirte. BRAUS hat bekanntlich auch den Nachweis erbracht, dass die RABL'sche Formel (1892, pag. 134), der dieser eine allgemeine Geltung für die Rajiden geben

wollte, für den einzelnen Fall von Torpedo stimmt, für alle anderen von ihm untersuchten Rochen aber nicht, ganz abgesehen von den anderen Selachiern, wo die Verhältnisse noch viel abweichender liegen (BRAUS 1898, pag. 444 f.), und er hat ferner gezeigt (1899, pag. 539 f., pag. 609 f.), dass RABL in seinen Untersuchungen über die Entwicklung der paarigen Flossen das bei der Radienbildung zeitlich entscheidende Stadium der polyneuren Radialmuskeln¹ völlig übersehen hatte und daher zu unrichtigen Schlüssen über das gegenseitige Verhalten der Flossenradien und der metameren Muskelknospen gelangt war. Ein solcher Gegner ist nicht angenehm, und RABL erwähnt auch die beiden bezüglichen Arbeiten von BRAUS mit keinem Worte. Er scheint es aber für gut gehalten zu haben, BRAUS in den Augen der Leser durch eine Bemerkung wie die obige möglichst herabzusetzen und damit auch prophylaktisch die Tragweite seiner Befunde und Einwände möglichst zu entkräften und bedeutungslos zu machen. *Contendere audacter; semper aliquid haeret.*

RABL hat aber wohl seinen Leserkreis zu gering eingeschätzt und ihm mit der Vorführung einer solchen Kampfweise gerade keine Achtung bewiesen. Andere würden derartige Mittel verschmäht haben.

b. Verfahren gegen Gegenbaur.

Sehen wir noch zu, wie RABL mit GEGENBAUR umspringt.

Speziell gegen diesen Forscher sind die »Historisch-kritischen Bemerkungen zur Archipterygiumtheorie« (pag. 520 bis 540) gerichtet, die RABL auch (pag. 530) als »theoretisch-kritische Darstellung« dieser Theorie bezeichnet.

Danach erwartet der Leser eine übersichtliche und die wesentlicheren Arbeiten und Entwicklungsphasen der Archipterygiumtheorie enthaltende Darstellung dieses Theiles der Gliedmaßenfrage zu finden; er wird aber durch die Lektüre arg enttäuscht. Einmal schließt dieselbe mit GEGENBAUR's Flossenskelet der Crossopterygier (1894) ab; was danach über diese Materie sowohl von GEGENBAUR (z. B. in der Vergleichenden Anatomie 1898) als von seinen Schülern und Anhängern (z. B. die sehr umfangreichen, z. Th. auch recht eingehend die Ontogenese der Extremitäten und RABL's bezügliche Untersuchungen

¹ Auch MOLLIER hatte schon zuvor (1893, pag. 27) die bezüglichen Entwicklungsvorgänge beschrieben, aber deren Bedeutung für die Extremitätenfrage nicht weiter verfolgt.

berücksichtigenden Arbeiten von BRAUS 1898, 1899, 1900 und SEMON 1898)¹ veröffentlicht worden ist, wird von ihm entweder gänzlich todtgeschwiegen, oder nur mit ein paar kurzen, auf den eigentlichen Inhalt dieser Arbeiten wenig eingehenden Bemerkungen gestreift. Dann aber verfährt RABL in der Besprechung der von ihm berücksichtigten Publikationen GEGENBAUR's ganz einseitig, indem er mit Eifer nur nach Schwächen und Angriffspunkten sucht, für das Wesentliche dieser Arbeiten aber kein Auge hat.

RABL sagt zwar im Eingange des betreffenden Abschnittes (pag. 520), dass GEGENBAUR im Jahre 1865 eine ausgezeichnete und muster-gültige Behandlung der Brustflosse der Selachier geliefert habe, und am Ende der Anmerkungen (pag. 557) bei der Wiedergabe eines den Begründer der deutschen Embryologenschule betreffenden Ausspruches GEGENBAUR's aus dem Jahre 1870: »Das war der junge GEGENBAUR, dem auch ich mit Freude und Begeisterung folgte«, unterscheidet somit einen jungen und einen alt gewordenen GEGENBAUR, — aber die genaue Lektüre des RABL'schen Anhangs und der sonstigen gegen GEGENBAUR polemisirenden Stellen seiner Abhandlung zeigt, dass er sich mit den schärfsten Wendungen durchaus nicht nur gegen die späteren Schriften und Gedanken GEGENBAUR's, sondern fast mehr noch gegen die schon 1864, 1865 und 1870 koncipirten und veröffentlichten Darlegungen dieses Forschers wendet. Die geänderte Situation wird somit nicht durch GEGENBAUR gegeben, der sich immer getreu geblieben ist, sondern durch RABL, an dem ein junger RABL, der GEGENBAUR's begeisterter Anhänger war, und ein mittel-alter RABL, der inzwischen zum leidenschaftlichen Widersacher GEGENBAUR's herangereift ist, unterschieden werden muss. Jetzt ist GEGENBAUR mit seiner Schule von Anfang bis zu Ende für ihn das rothe Tuch, gegen das er mit elementarer Begeisterung ankämpfen muss.

Eine ausführliche Wiedergabe der gegen GEGENBAUR und nebenbei auch seine Schule gerichteten Bemerkungen wäre gleichbedeutend mit dem Abdrucke des wesentlicheren Theiles von RABL's Opus. Ich beschränke mich im Folgenden nur auf eine Auslese aus den von RABL dargebotenen Blumen und Blüten.

Pag. 498. »Ich denke, ein Blick auf die Figuren genügt, um zu zeigen, dass allen derartigen Versuchen, wenn sie, statt von den

¹ Auch JAEKEL's bezüglichliche Veröffentlichungen, insbesondere dessen Eo-cäine Selachier (1894) und Über die Stammform der Wirbelthiere (1896), werden nicht erwähnt. Von SEMON wird wenigstens die kontinuierliche Entstehung des Flossenskeletes übernommen.

realen Verhältnissen auszugehen, irgend ein durch Abstraktion gewonnenes Schema des Extremitätenskeletes zu Grunde legen, jede wissenschaftliche Berechtigung fehlt und dass sie höchstens dazu dienen können, die Phantasie zu üben.« (Wendet sich in erster Linie gegen die von GEGENBAUR im Jahre 1865 begonnenen Arbeiten über die Ableitung der pentadaktylen Extremität von der Fischflosse [Archipterygium.])

Pag. 499. »Nachdem alle Forscher, die nicht zur Schule GEGENBAUR's gehören, sich von diesem Glaubensartikel losgesagt haben, ist die Theorie zu einer Schulmeinung herabgesunken, der nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma irgend einer gläubigen Sekte.« (Gleichfalls gegen die Arbeiten GEGENBAUR's seit 1865, sowie die seiner Anhänger.)

Pag. 502. »Dass man dies nicht von allem Anfang an erkannte, erklärt sich lediglich daraus, dass man sich der Theorie ganz gefangen gab und der Spekulation mehr traute, als der unmittelbaren Wahrnehmung.« (Vorwiegend gegen GEGENBAUR's Arbeiten über das Cheiropterygium. In den Anmerkungen wird auf pag. 550 unter specieller Bezugnahme auf GEGENBAUR's Arbeit von 1864 gesagt: »Dagegen geht die zweite« [Forderung GEGENBAUR's] »von einer ganz falschen Voraussetzung aus, nämlich von der Voraussetzung, dass sich das Extremitätenskelet der 'höheren' Wirbelthiere auf das Flossenskelet der Fische zurückführen lassen müsse«, und ferner, »dass diese Annahme« [GEGENBAUR's von 1864, dass selbständig präformirte Skeletstücke der Extremitäten sich nach der bisherigen Kenntnis nicht wieder theilten] »unrichtig ist, haben die späteren Untersuchungen, die im Texte erwähnt sind, gezeigt«¹.)

Pag. 503. »Wir haben ja in den letzten Jahren oft genug erfahren, wie leichtfertig und willkürlich mit dem Begriff der Cänogenese gewirthschaftet wird« etc. (Wendet sich nicht nur gegen die Arbeiten aus der letzten Zeit, sondern schon gegen die Abhandlungen GEGENBAUR's aus den Jahren 1875/76, 1888 und 1889, welche vor einer einseitigen, die cänogenetischen Momente vernachlässigenden Anwendung der Ontogenese warnen, und die danach erschienenen Veröffentlichungen GEGENBAUR's, sowie seiner

¹ Dabei vergisst aber RABL ganz mitzutheilen, dass gerade GEGENBAUR es zuerst war, der bereits im Jahre 1870 (1870 B, pag. 436) den bisher fehlenden Nachweis einer nachträglichen Gliederung einfacher Knorpelstücke gab, und dass er später zu wiederholten Malen auf die Vermehrung der Knorpel-elemente durch Theilung hingewiesen hat.

Schüler und Anhänger, welche von den gleichen Grundsätzen getragen sind¹⁾.

Pag. 515. Hier hebt RABL, betreffend die Hand der Amphibien, unbewiesene Annahmen und Bemerkungen GEGENBAUR's hervor, die sich auf eine Hypothese gestützt hätten, welche GEGENBAUR später verlassen habe, die aber trotzdem stehen geblieben seien²⁾, und spricht ferner von einer Annahme, bezüglich deren ein Blick auf RABL's Figuren lehre, »dass sie ganz unhaltbar ist«, und von einer »willkürlichen« Ansicht des gleichen Autors. (Wendet sich vor Allem gegen GEGENBAUR's Arbeit von 1864.)

Pag. 522 und 523. Hier wird von einem »verhängnisvollen Irrthum«, von einem »Fehler in der Methode, den GEGENBAUR begeht« und der »sich auch alsbald rächt«, von einer Hypothese, die, selbst wenn alle Zwischenformen, die sie verlange, thatsächlich existirten, doch zurückgewiesen werden müsse, »weil sie im Principe verfehlt³⁾ ist und von der ganz unmöglichen Voraussetzung ausgeht, dass man serial homologe Organe von einander ableiten dürfe« gesprochen und ferner mitgetheilt: »Der Fehler in der Methode, den GEGENBAUR beging, musste auch sofort zu Tage treten, als die Entwicklung des Brustflossenskeletes der Rochen bekannt wurde«, weiterhin: »Damit« (mit den ontogenetischen Untersuchungen über die Brustflosse von Torpedo) »wurde dieser Hypothese »[GEGENBAUR's]« jeder Boden entzogen« und »diese ganze Auffassung ist durchaus gezwungen und unnatürlich«. (Alles dies bezieht sich auf GEGENBAUR's Veröffentlichung von 1870 B⁴⁾.)

¹⁾ Auf diesen sich wiederholenden Vorwurf RABL's soll erst weiter unten eingegangen werden.

²⁾ Diese Bemerkung RABL's ist mir hinsichtlich ihrer logischen Nothwendigkeit unverständlich geblieben. Auch sei RABL auf GEGENBAUR, 1898, pag. 526 f. verwiesen.

³⁾ Von RABL selbst in gesperrten Lettern angeführt. Dasselbe gilt für die auf den folgenden Seiten wiedergegebenen gesperrt gedruckten Worte RABL's.

⁴⁾ Lange habe ich die Bemerkung RABL's über die im Principe verfehlete und von einer ganz unmöglichen Voraussetzung ausgehende Hypothese GEGENBAUR's nicht begriffen, bis mir plötzlich das Verständnis kam, dass RABL damit vielleicht meine, dass man eine Brustflosse nur von einer Brustflosse, aber nicht von einer Bauchflosse ableiten dürfe, dass aber GEGENBAUR Letzteres versucht habe. Nun hat GEGENBAUR in dem Abschnitte seiner Schrift (1870 B, pag. 416 f.), der vordere und hintere Gliedmaßen mit einander vergleicht und eine Grundform für beide nachweist, die hintere Extremität als die primitiver gebliebene Form bezeichnet und die Ableitbarkeit der vorderen von den an der hinteren noch bestehenden einfacheren Einrichtungen (pag. 421 f.) resp. von einer Form, die im Skelete der Bauchflosse erhalten ist (pag. 421), betont, sowie eine vorderen und hinteren Gliedmaßen Ausgang gebende primitive Skeletform (Ar-

Pag. 525 bezieht sich auf eine »an und für sich nicht wichtige Arbeit« GEGENBAUR's (1870 C), an der RABL gar keine Kritik üben würde, wenn es GEGENBAUR »nicht später verstanden hätte, seinen Deutungen große Wichtigkeit zu verschaffen«. RABL halte diese Deutungen für unrichtig, doch könne erst die Entwicklungsgeschichte eine sichere Entscheidung geben.

Pag. 526. Hier wird GEGENBAUR, bei der Besprechung der 1871 geschriebenen und 1873 veröffentlichten Arbeit über das Archipterygium kein einfacher Fehler in der Methode, sondern selbst »ein Fehler gegen seine eigene bisher von ihm befolgte Methode« vorgeworfen, da er früher den hinteren, jetzt aber den vorderen Gliedmaßen eine längere und vollständigere Bewahrung des ursprünglichen Verhaltens zuerkannt habe¹.

chipterygium) aufgestellt (pag. 425, 434), was wohl für Jedermann verständlich ist. Dabei hat er aber auch einmal (pag. 425) die abgekürzte Fassung, betreffend eine Ableitung der Brustflosse der Selachier von der Bauchflosse, gebraucht, was nach dem Sinne und dem sonstigen Wortlaute der ganzen Arbeit nicht missverstanden werden kann. Hätte er freilich vor 31 Jahren ahnen können, dass diesem einen Satze, entgegen dem ganzen Sinne seiner Abhandlung, eine solche Deutung durch RABL widerfahren würde, so hätte er gewiss in usum RABLI eine besondere Erläuterung desselben gegeben.

¹ Auch diese Kritik RABL's ist charakteristisch. Zur Sache sei dem mit dieser Materie weniger Bekannten Folgendes mitgeteilt. GEGENBAUR hatte ursprünglich (1865, 1870 B) ein uniseriales Archipterygium als Ausgangsform für die vordere und hintere Gliedmaße angenommen und dabei in einer noch jetzt als genial anzuerkennenden Weise im Detail dargethan, wie die Brustflosse zufolge ihrer größeren Leistungen bei den verschiedenen Selachiern sich immer höher und mannigfaltiger entwickelt habe, während die Bauchflosse mit ihren geringeren lokomotorischen Aufgaben das primitivere und einfachere Verhalten besser bewahrt habe. Wohl hatte er auch kleine rudimentäre Radien an der Medialseite der Brustflosse einiger Selachier abgebildet und besprochen (1870 B, pag. 432 Anm.), wobei sich ihm die Alternative einer »doppelten Fiederung« oder einer medialen Umbiegung der Stammreihe ergab; mangels jeder reellern Grundlage für die erstere Alternative entschied er sich für die letztere. — Um diese Zeit war ich bei GEGENBAUR als Assistent eingetreten und auch über diese Frage mit ihm in ein Gespräch gekommen; es steht mir noch unvergesslich in Erinnerung, wie er mir damals sagte, dass er in seinem Inneren der ersteren Alternative zuneige, sie aber nicht nach außen vertreten könne, da eine Form mit ausgebildeterem medialen Radienbesatz nicht vorhanden sei. Wenn ein solches Thier gefunden würde! Und nach einigen Monaten kam er mit GÜNTHER's Mittheilung: Hier ist dieses Thier — *Ceratodus*! Mit dieser Entdeckung eines Thieres mit biserialer Brust- und Bauchflosse war die bisher fehlende reelle Grundlage für das biseriale Archipterygium gegeben, und GEGENBAUR zog die entsprechenden Konsequenzen (1871/73). Brustflosse und Bauchflosse der Selachier wurden auf die Existenz von medialen Radienrudimenten von

Pag. 528. »Diese Stelle ist ungemein charakteristisch für GEGENBAUR's Methode. Eine gewisse Ähnlichkeit der äußeren Form zweier oder mehrerer Organe genügt, um die Grundlage zu einer Vergleichung abzugeben; ist einmal diese Grundlage geschaffen, so ist von ihr zur Ableitung eines Organs von einem anderen nur ein Schritt. Danach, ob sich der Vergleich auch physiologisch rechtfertigen lässt und ob die Ableitung in der Entwicklungsgeschichte der Organe eine Stütze findet, wird gewöhnlich nicht gefragt. So wird auch hier nicht erst die Frage aufgeworfen, ob

Neuem untersucht (GEGENBAUR 1871/73, BUNGE 1874); dieselben fanden sich aber nur an der Brustflosse, jedoch nicht mehr an der Bauchflosse. Der völlige Mangel an letzterer fand seine Erklärung in der nahen Anlagerung derselben an den Rumpf, namentlich aber in der Ausbildung der Kopulationsorgane (Mixipterygium), welche bekanntlich *Ceratodus* abgehen (GEGENBAUR (1871/73, 1894). Eine weitere glänzende Bestätigung ward der GEGENBAUR'schen Auffassung durch die genauere Kenntnis des Baues der paarigen Flossen der Pleuracanthiden, die wir vor Allem A. FRITSCH (1888—1890) und DÖDERLEIN (1889) verdanken; bei diesen paläozoischen Haien zeigt die Brustflosse das biseriale Archipterygium mit viel minderem Rückbildung der medialen Radien als bei den lebenden Selachiern, die Bauchflosse weist aber wie bei diesen, und im wesentlichen Unterschiede von *Ceratodus*, nur die laterale Radienreihe und das Mixipterygium auf. Auf Grund aller dieser Erkenntnisse sind nach GEGENBAUR die paarigen Flossen von dem biserialen Archipterygium abzuleiten; beide, jede in ihrer Weise, bieten primitivere Züge und weitergehende Differenzierungen dar. Hinsichtlich des Haupttheiles der Flosse, der lateralen Radienreihe, gilt die schon 1865 gewonnene Erkenntnis unverändert fort, nämlich, dass dieselbe, als Produkt der Funktion, an der Bauchflosse primitiver geblieben, an der Brustflosse höher entwickelt ist. Von der medialen Radienreihe hat dagegen die freier vom Rumpfe abstehende Brustflosse noch Reste bewahrt, während dieselben an der dem Rumpfe dichter angeschlossenen und gerade hier mit der Gewinnung der kopulatorischen Nebenfunktion zu einer besonderen Differenzierung gelangten Bauchflosse gänzlich verschwunden sind.

Den Vertretern der Seitenfaltentheorie passte natürlich das biseriale Archipterygium ganz besonders schlecht in den Kreis ihrer Anschauungen, und sie haben sich redliche Mühe gegeben, dasselbe als Urform der paarigen Flosse zu beseitigen; auch diese Versuche hat GEGENBAUR zur Genüge gewürdigt (1894, 1898). RABL, der auch auf den Bahnen der Seitenfaltentheorie wandelt, bemüht sich jetzt, GEGENBAUR Widersprüche oder — wie er es in schönerer Umschreibung nennt — »Fehler gegen seine eigene bisher von ihm befolgte Methode« nachzuweisen. Er beweist damit aber nichts weiter, als dass seine historisch-kritische Darstellung auf Treue und Zuverlässigkeit keinen Anspruch machen kann. Ich rathe Jedem, der ein reines und unmittelbares Bild der Geschichte der Archipterygiumtheorie gewinnen will, die genaue Lektüre von GEGENBAUR's bewunderungswürdigen Originalarbeiten an; dieselbe wird ihm zugleich einen der höchsten Genüsse gewähren. Danach möge er vergleichen, was RABL's Wiedergabe und Kritik aus denselben gemacht hat.

sich die Ableitung der Extremitäten von Kiemenbogen physiologisch und entwicklungsgeschichtlich begründen lasse.« (Wendet sich gegen GEGENBAUR's Untersuchungen von 1872, generalisirt aber dann pag. 528, 529 diese Vorwürfe für die GEGENBAUR'sche Schule unter specieller Bezugnahme auf meinen Erklärungsversuch bezüglich des N. trochlearis s. oben pag. 87 f.)¹.

¹ Auch hier liegt eine unvollständige und einseitige Berichterstattung und Beurtheilung von Seite RABL's vor. Bei der Ableitung der Brustflosse und des Schultergürtels von dem Kiemenskelete handelte es sich für GEGENBAUR keineswegs bloß um »eine gewisse Ähnlichkeit der äußeren Form« (nicht größer als die Ähnlichkeit zwischen den Extremitäten und den Rippen, RABL, pag. 532), sondern um den ganzen Aufbau des biserialen Archipterygiums und namentlich um die Lagebeziehungen desselben zu dem Schultergürtel, dessen von GEGENBAUR hervorgehobene Homodynamie mit einem Kiemenbogen auch RABL in seiner letzten darüber handelnden Veröffentlichung (1892, pag. 137 nicht beanstandete, wobei er freilich der Seitenfaltentheorie zu Liebe einen sekundären Anschluss der Brustflosse an den Schultergürtel annahm. Auch hebe ich zur weiteren Kennzeichnung von RABL's Vorgehen als Berichterstatter hervor, dass GEGENBAUR in der Vergleichenden Anatomie (1898, pag. 574 f.) ausdrücklich sagt: »Es muss für die Vergleichung Grundsatz bleiben, dass die Homonomie nicht aus der bloßen Ähnlichkeit der Theile entschieden wird.« Darüber schweigt RABL vollkommen. Mit einer solchen Art der Waffenführung, deren Würdigung ich dem Urtheile des Lesers überlasse, ist es freilich nicht schwer, Jemand für den Moment auf dem Papiere umzubringen. Nur wird einem solchen Tode immer ein frühliches Erwachen folgen. — Was die weiteren Vorwürfe RABL's anlangt, dass von GEGENBAUR gewöhnlich gar nicht gefragt werde, ob die Physiologie und Entwicklungsgeschichte seinen Vergleichen und Ableitungen eine Stütze gewähren, dass bei ihm und seiner Schule physiologische und entwicklungsgeschichtliche Erwägungen, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle spielen, so stimmen auch diese nicht mit der Wirklichkeit. GEGENBAUR hat sich wohl wiederholt und namentlich in jungen Jahren scharf und mit großem Rechte gegen die kritiklose Vermengung morphologischer und physiologischer Instanzen zur Bestimmung der Homologien gewendet, denn hier wurde namentlich früher in der Verwechselung von Homologien und Analogien arg gesündigt; er hat sich aber niemals der physiologischen Betrachtungsweise verschlossen. Von Anfang bis zu Ende durchzieht und belebt dieselbe seine Darstellung; die Wechselwirkung der Funktionen und der morphologischen Differenzirungen der Organe spielt hierbei eine ganz wesentliche Rolle, und mit den Jahren in zunehmendem Maße hat er das physiologische Moment als das die morphologischen Vorgänge beherrschende in den Vordergrund gestellt (vgl. u. A. 1889, pag. 7, 1894, pag. 57, zahlreiche Stellen in der Vergleichenden Anatomie, 1898 und 1901, sowie meine diesbezüglichen historischen Bemerkungen 1897, pag. 739). Wenn nun RABL von den etwa vorgebrachten physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen GEGENBAUR's und seiner Schule sagt, dass dieselben gewöhnlich derart sind, dass es besser wäre, wenn sie gar nicht zu Papiere gebracht wären, so müssen GEGENBAUR und seine Schule das Urtheil dieser hohen physiologischen Instanz

Die bisher citirte Kritik RABL's bezog sich — mit einziger Ausnahme des Passus auf pag. 503 — auf GEGENBAUR's Veröffentlichungen in den Jahren 1864—1873 (geschrieben 1863 bis 1872), also auf die Arbeiten des jungen GEGENBAUR, dem RABL »mit Freude und Begeisterung folgte« (pag. 557).

Es folgt dann die Besprechung von GEGENBAUR's Arbeiten von 1876, 1879 und 1894 (resp. 1895 nach RABL).

Die erste Arbeit vom Jahre 1876 betreffend betont RABL (pag. 530), dass sie kaum eine einzige neue Thatsache, sondern fast nur Deutungen und z. Th. Änderungen früherer Deutungen enthalte. Durch eine Kritik HUXLEY's sei GEGENBAUR zur Verbesserung eines Fehlers veranlasst worden (Verlegung der Stammreihe des Archipterygiums aus der radialen bez. tibialen in die ulnare bez. fibulare Reihe), ferner habe er jetzt an Stelle der früheren »tetractinoten Form« des Gliedmaßenskeletes der höheren Wirbelthiere den Ausdruck »olig-actinot« gesetzt etc.¹ Auch habe er die Lage der hinteren Extremität

eben tragen. Weiter unten wird sich Gelegenheit ergeben, die Leistungen des großen Physiologen näher anzusehen. Die Entwicklungsgeschichte hat GEGENBAUR als ganz hervorragendes Untersuchungsmittel bei seinen Arbeiten angewendet, als RABL noch in Kinderkleidern einberging; gerade dieser Verbindung von Ontogenese und vergleichender Anatomie verdanken seine Forschungen ihren bleibenden Werth. Immer und immer wiederholend hat er auf die hohe Bedeutung der Embryologie hingewiesen, hier aber wohl zwischen der embryologischen Wissenschaft und den embryologischen Leistungen dieses oder jenes eiligen Untersuchers unterschieden und vor der einseitigen Verwerthung nicht genügend gesicherter Befunde gewarnt. Dazu hatte er von seinem hohen Standpunkte aus nicht nur ein Recht, sondern auch genügenden Anlass, wenn er sah, wie so viele, als sichere, unzweifelhafte Thatsachen angegebene Beobachtungen der verschiedenen Untersucher sich widersprachen und selbst aufhoben, mit den Thatsachen der Anatomie nicht in Einklang zu bringen waren und oftmals heute die weitgehendste Geltung erwarben, um morgen in Vergessenheit zu sinken. Vor dieser »Embryographie« konnte er keinen Respekt haben. Die Entwicklungsgeschichte als solche hat er der beschreibenden Anatomie gegenüber als die höhere Erkenntnisinstanz bezeichnet (1889, pag. 3), dabei aber zugleich auf ihre Grenzen und die Gefahren bei einseitiger Anwendung, sowie auf die Nothwendigkeit einer Verbindung der ontogenetischen und vergleichend-anatomischen Methode hingewiesen.

¹ Auch damit möchte RABL nachweisen, wie veränderlich GEGENBAUR in seinen Angaben war. Meist wird GEGENBAUR gerade das Gegentheil vorgeworfen. In dem, was GEGENBAUR als richtig erkannt hatte, zeigt er sich konservativ und lässt sich nicht durch Tagesmeinungen beirren, und er ist sich im Großen immer getreu geblieben. Das ist etwas Anderes als starres Festhalten bis in das kleinste Detail hinein. Neuen Thatsachen und guten Einwänden gegenüber hat er stets Rechnung getragen und freimüthig angegeben, wenn eine rühre Auffassung zu verbessern war. So auch im vorliegenden

aus einer Wanderung des zur Extremität sich umwandelnden Kiemenbogens erklärt. Mit dieser Arbeit habe die Archipterygiumtheorie ihre endgültige Ausgestaltung erfahren.

Zur Veröffentlichung von 1879 sich wendend (pag. 531 f.), hebt RABL hervor (pag. 532), dass die Ableitung des Archipterygiums vom Kiemenskelet nichts als eine Vermuthung sei und dass sie als solche auch ursprünglich bezeichnet worden sei, »sie ist aber im Laufe der Zeit, ohne dass irgend welche Thatsachen zu ihrer Begründung hätten vorgebracht werden können, allmählich zum Rang einer Hypothese erhoben worden und aus der Hypothese ist schließlich eine ‚Theorie‘ geworden«. Und weiter giebt er an (pag. 533), dass, wenn GEGENBAUR annehme, dass er zum Verständniss der Genese der Gliedmaße nur Eine Hypothese nöthig habe, dies »auf einer argen Selbsttäuschung« beruhe; »denn es hat kaum jemals eine ‚Theorie‘ gegeben,

Falle, wo er mehrere Punkte der HUXLEY'schen Kritik (1873, pag. 34 f.) zurückweist (1876, pag. 403 f.), aber bezüglich eines derselben in freimüthiger Weise erklärt (pag. 402): »Ich sehe diese« (HUXLEY's Kritik) »für sehr wichtig an, da sie mich zur Verbesserung eines Fehlers leitet, der in meiner früheren Auffassung bestanden hatte, wenn ich auch nicht Allem von dem genannten Forscher Aufgeführten beistimmen kann.« Und wenn GEGENBAUR schließlich während der langen Zeit, die er mit der weit verzweigten Extremitätenfrage beschäftigt war, und bei den vermehrten Materialien zu der einen oder anderen Modifikation dieses oder jenes speciellen Punktes gelangte, so fällt das doch wohl in denselben Rahmen, wie wenn ein Autor der ersten Edition eines Handbuchs neue verbesserte und vermehrte Auflagen folgen lässt. — RABL, der nicht auf dieses Quantum von Arbeitsleistung wie GEGENBAUR zurückblicken kann, hat nicht nur seine Anschauungen auch geändert, sondern hat auch zu wiederholten Malen einsehen müssen, dass seine früheren Beobachtungen unvollständige, ungenaue und selbst irrige waren. Sein Verfahren dabei ist ein anderes als das GEGENBAUR's. An Stelle des GEGENBAUR'schen Freimuthes, der dem Gegner die volle Werthschätzung zu Theil werden lässt und GEGENBAUR selbst chrt, findet sich bei ihm Empfindlichkeit und kleinlichstes Vorgehen gegen Denjenigen, der ihm jede mögliche Anerkennung gab, aber freilich die Beobachtungsfehler nachwies (s. oben pag. 146 f. und ferner pag. 166—170), oder eine dem thatsächlichen Verhalten nicht entsprechende Abschwächung und Bemäntelung seines Fehlers (s. unten pag. 169), oder eine ganz stille Korrektur ohne jede Bezugnahme auf seine frühere irrhümliche Beobachtung (so hatte er in der Theorie des Mesoderms, 1892 B, pag. 78 angegeben, dass die bekannte Unterscheidung von ganzen und halben Selachierwirbeln den Thatsachen nicht entspreche und auch nach der weiter unten mitgetheilten Entwicklung der Wirbelsäule unhaltbar sei, und 1901, pag. 545 Anm. 25 bemerkt er als »Thatsache, dass, wie ich mich jetzt selbst überzeugt habe, im Schwanz der Selachier zwei Wirbel auf ein Körpersegment kommen [sog. Halbwirbel]«, thut aber seiner früheren direkt entgegengesetzten Angabe von 1892 nicht die leiseste Erwähnung). GEGENBAUR's Art ist mir lieber.

die so vieler Hypothesen und Hilfhypothesen zu ihrer Stütze bedurfte, als die Theorie GEGENBAUR's«, und auch weiterhin, bei Besprechung der Seitenfalte, »baut GEGENBAUR Hypothese auf Hypothese«¹.

¹ RABL stellt hier, bei der Besprechung von GEGENBAUR's Veröffentlichung vom Jahre 1879 die Klimax: Vermuthung, Hypothese, Theorie auf, in welcher successive die Bezeichnung von GEGENBAUR's Anschauungen, ohne dass ihr irgend welche thatsächliche Begründung zu Theil geworden, aufgestiegen sei. Die Autoren sind verschiedener Ansicht, ob das Wort »Theorie« (Anschauung) einen so hohen Erkenntnisbegriff bezeichne. Sei es. Ich habe nun GEGENBAUR's diesbezügliche Veröffentlichungen seit 1878 (1878, 1879, 1887, 1888, 1889, 1894, 1898) verglichen und daselbst auch betreffend die Gliedmaßenfrage das Wort Theorie wiederholt (1894) gefunden; hier wird es aber nicht zur Bezeichnung von GEGENBAUR's, sondern von BALFOUR-THACHER-MIVART-DOHRN's Auffassungen verwendet. Für seine eigene Anschauung gebraucht GEGENBAUR diesen Terminus zum letzten Male 1876 (pag. 404, 406), um zugleich am Schlusse dieser Abhandlung zu sagen (pag. 419): »Durch die dargelegte Ausführbarkeit der Vergleichung des Gliedmaßenskeletes mit dem Kiemenskelete ist aber nur eine Wegstrecke angedeutet, auf der die weitere Forschung sich zu bewegen haben wird. Es bleibt noch sehr viel zu thun, bevor das Ziel erreicht ist, von dem wir, wie immer es auch schon sichtbar erscheint, noch sehr ferne sind«. Und auch die späteren Bemerkungen GEGENBAUR's, z. B. 1878, pag. 498: »So sehen wir also hier vorerst nur die Möglichkeit einer Ableitung der Gliedmaßen und stehen dabei vor vielen Fragen« etc., sowie 1898, pag. 462: »Es eröffnet sich die Möglichkeit, sie« (die paarige Gliedmaße) »sich von solchen« (mit Radien besetzten Kiemenbogen) »aus entstanden zu denken«, und pag. 466: »So wird man denn, bis neue Thatsachen zur Feststellung führen, die Gliedmaßen aus Kiemenbogen entstanden als Problem betrachten« etc., geben von GEGENBAUR's Beurtheilung seiner Anschauungen ein erheblich anderes Bild, als uns RABL entwirft. Allen an dieser und anderen Stellen gemachten Bemerkungen und Berichterstattungen RABL's gegenüber kann nur dringend angerathen werden, GEGENBAUR's Arbeiten selbst zu lesen. — Hierbei sei gegenübergestellt, wie der strenge Richter GEGENBAUR's durch eine Anzahl »nicht ganz sicherer« (1892 B., pag. 121), ferner wiederholt mit »ungefähr« und »etwa« bezeichneter (pag. 121, 130) Beobachtungen, Zählungen und Schlüsse zu dem Ergebnis eines »ganz bestimmten« Zahlenverhältnisses zwischen Rumpfwirbeln und paarigen Flossenstrahlen (pag. 134) gelangte. Bereits JAEKEL hat ihm dies mit genauen Citaten nachgewiesen (1894, pag. 19, 20). — Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch einen Lapsus meinerseits verbessern (der übrigens RABL entgangen ist). In der Abhandlung von 1897 (pag. 730) habe ich von der »Thatsache«, dass der Ausgang der paarigen Extremität der viscerele Bogen mit seinen Radien war, gesprochen. Wenn ich für meine Person an dieser Ableitbarkeit auch keinen Zweifel hege, so war der bezügliche Ausdruck, den ich hiermit zurücknehme, bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnis nicht berechtigt und im günstigsten Falle verfrüht.

Hier, bei der Besprechung von GEGENBAUR's Abhandlung von 1879, macht RABL auch einen Witz, und zwar einen doppelten, indem er sagt (1901, pag. 533): »Nachdem ich im Jahre 1892 gezeigt hatte, dass eine kontinuierliche Seitenfalte im Sinne BALFOUR's nicht existirt, hätte GEGENBAUR folgerichtig sagen müssen,

Endlich folgt (pag. 533—540) die ausführliche Kritik von GEGENBAUR's Arbeit von 1894 (1895). Aus derselben kann ich nur Einiges hervorheben. Nachdem RABL GEGENBAUR's Auffassung der Crossopterygierflosse abgethan, betont er, dass die ontogenetischen Befunde von ihm »in sehr summarischer, ungeordneter und ungenauer Weise« besprochen worden seien, und beklagt sich in eingehender Auseinandersetzung über GEGENBAUR's Darstellung seiner (RABL's) bezüglichen Beobachtungen (pag. 534, 535)¹. Es folgt dann (pag. 535, 536) eine längere Rekapitulation und Besprechung von GEGENBAUR's Ausführungen über die MOLLIER'sche Beobachtung von der ungegliederten Anlage der Flosse und den ontogenetischen Sonderungsprocess derselben. Dieser Darstellung gegenüber sei zu bemerken, 1) dass die Entwicklungsgeschichte gelehrt habe, dass die Nerven, Muskeln und Radien der Flossen als metamerische Gebilde entstehen, und dass sie dadurch der Ableitung des Gliedmaßenskeletes von dem Skelete der Kiemenbogen jeden Boden entzogen habe, 2) dass die Entwicklung des Flossenskeletes nicht von einer einzigen Stelle, der der Verbindung mit dem Schultergürtel ausgehe, sondern dass sich die Anlage des Basipterygiums über die ganze Flossenbasis erstrecke

die Unterbrechung der Falte zeige die Stelle an, an welcher die hintere Extremität auf ihrer Wanderung einen Sprung gemacht habe.« Damit verlangt er erstens von GEGENBAUR, dass dieser 1879 auf RABL's Befund von 1892 hätte Bezug nehmen sollen, zweitens muthet er dem Leser zu, zu glauben, dass ein von der auf ihrer Wanderung befindlichen Extremität ausgeführter Sprung eine Unterbrechung der Seitenfalte herbeiführen könne. Das gewöhnliche Vorstellungsvermögen des Menschen würde annehmen, dass ein Sprung der Extremität — falls sie nicht gerade in den Bauch hinein hüpfte — an dieser Stelle gerade eine größere Hervorragung der Seitenfalte bedingen musste. Außerdem aber ignorirt RABL vollständig die Untersuchungen von BRAUS (1898, pag. 320 bis 341, 1899, pag. 565—577), die ja die Bedeutung der zwischen beiden Flossen befindlichen Falte und ihre Zugehörigkeit zur hinteren Extremität gerade im Sinne von GEGENBAUR auch ontogenetisch erwiesen haben. Diese zu widerlegen, hätte doch RABL's erste Aufgabe sein müssen!

¹ Hier hat RABL's Klage einen Schein des Rechts. GEGENBAUR hat an der angezogenen Stelle (1894, pag. 128 f.) unter lobender Anerkennung von RABL's sorgfältiger Untersuchung nur erwähnt, dass er mehrere Punkte in DOHRN's Angaben verbessert habe, aber hierbei nicht besonders hervorgehoben, dass RABL contra DOHRN und WIEDERSHEIM die ontogenetische Anlage der Flosse, so wie BALFOUR vor ihm und MOLLIER nach ihm, einheitlich gefunden habe. GEGENBAUR hat aber nirgends gesagt, dass MOLLIER's Beobachtungen eine Widerlegung derjenigen von RABL bilden; er spricht hier nur von denen DOHRN's und WIEDERSHEIM's. Wenn GEGENBAUR gleichzeitig anführte, dass RABL die phyletische Entstehung des Basipterygiums aus Radien nicht für unwahrscheinlich halte, so entsprach das vollkommen RABL's Angaben.

(pag. 536)¹. Ferner sei für GEGENBAUR das vom Kiemenskelet abzuleitende Skelet der Gliedmaßen das Primäre; erst bei der Wanderung nach hinten werde es muskularisirt; so erkläre sich nach ihm die Bildung der Muskelknospen und die Innervation der Flossen durch Spinalnerven (pag. 537). »Nun stehen allerdings die Thatsachen diesem Erklärungsversuch direkt im Wege«, da diese zuerst eine Bildung und Theilung der Muskelknospen und erst danach eine Entstehung des Skeletes darthun; wenn GEGENBAUR bemerke, dass die Muskelknospen noch keine Muskeln, sondern erst ‚Anlagen‘ von Muskeln wären, so sei dies allerdings richtig und auch nie bestritten worden. »Aber wenn wir in der Entwicklungsgeschichte den ‚Anlagen‘ der Organe keine Bedeutung beimessen wollen, dann müssen wir auch ein für alle Mal darauf verzichten, aus der Entwicklungsgeschichte irgend eine Belehrung über den Ursprung der Organe zu schöpfen« (pag. 538)². Weiterhin (pag. 538—540) theilt RABL mit, dass GEGEN-

¹ Die hier von RABL bestrittene Angabe GEGENBAUR's ist BALFOUR (1881 pag. 547) entnommen, der bei Seyllium die erste Anlage des paarigen Flossenskeletes als einen an der Hinterseite des Brust- oder Beckengürtels hervorsprossenden Streifen beschreibt. SEMON (1898, pag. 72, 83) hat diesen Befund für *Ceratodus*, BRAUS (1899, pag. 577 f.) und namentlich E. RUGE (1902, pag. 8 f.) haben ihn für *Spinax* bestätigt. RABL hat über die allererste Anlage des Flossenskeletes meines Wissens bisher keine eigenen Untersuchungen veröffentlicht; sein Gewährsmann dafür scheint MOLLIER zu sein, der bei *Torpedo* im jüngsten von ihm beobachteten Stadium eine einheitliche Anlage des lang ausgestreckten Basale mit dem Gürtel beschreibt und abbildet (1893, pag. 30 und Fig. 13; pag. 57 und Fig. 29) und weiter angiebt, dass für *Mustelus* bei veränderter Lage seiner Flossenbasis doch dieselben fundamentalen Regeln gelten. — RABL's Aufgabe wäre wohl auch hier gewesen, BALFOUR's und seiner Nachfolger Angaben, so weit möglich, durch eigene Untersuchung zu widerlegen, bevor er an der Hand von MOLLIER's *Torpedo*-Befunden eine so kategorische und strikte Abweisung derselben aussprach. Er hat aber auch MOLLIER's Abbildungen nicht genau angesehen; sonst würde ihm bei dem Vergleiche der Figg. 13, 16 und 19 (Taf. III—VI) nicht entgangen sein, dass auch nach MOLLIER das Basale propterygii während der weiteren Entwicklung der *Torpedo*-Brustflosse beträchtlich von hinten (d. h. der Verbindungsstelle mit dem Schultergürtel) nach vorn auswächst.

² Man beachte die Logik. Weil GEGENBAUR hier eine Bemerkung macht, die RABL und andere Embryologen nicht bestreiten können, so wird in kühner Wendung die Sache so verallgemeinert, als ob GEGENBAUR den Anlagen der Organe und der Entwicklungsgeschichte überhaupt keine Bedeutung beimessen wolle. Auch hier kann ich nur auf die Lektüre von GEGENBAUR's ausführlicher Darlegung von 1894 (pag. 137—143, pag. 156—160) verweisen, welche die Sprossenbildung der Myomeren als einen »überaus wichtigen Vorgang« bezeichnet (pag. 137), keinen wesentlichen ontogenetischen Befund unbesprochen und unverwerthet lässt, dabei freilich von Gesichtspunkten ausgeht und zu Resultaten gelangt, die nach Richtung und Qualität erheblich von denjenigen

BAUR »den denkbar freiesten Gebrauch von dem willfährigen und stets willkommenen Begriff der Cänogenese mache« und spricht von seinen »nicht immer klaren Auseinandersetzungen«, »merkwürdigen Sätzen« und »sehr merkwürdigen Erklärungen«; über derartige »Erklärungsversuche« habe er sich übrigens schon in seiner Arbeit über den »Bau und die Entwicklung der Linse« geäußert. GEGENBAUR baue Hypothese auf Hypothese. »Den Schluss« (von GEGENBAUR'S Abhandlung von 1894) »bilden heftige Ausfälle gegen die bösen Embryologen«. Das Wort Embryologie erscheine hier bei ihm nur mehr unter Gänsefüßchen. »Eine Wissenschaft dieses Namens giebt es also wohl für GEGENBAUR nicht mehr!¹« Aber »die Entwicklungsgeschichte wird ihren Weg gehen, unbekümmert darum, ob ihre Lehren der zünftigen Weisheit einer Schule konveniren oder nicht¹. Ihre Vergangenheit ist Bürge für ihre Zukunft«. —

Es ist nicht zu leugnen, dass RABL eine recht sichere und kräftige Sprache gegen GEGENBAUR redet².

abweichen, welche verschiedene neuere Embryologen mit jenen ontogenetischen Vorgängen verbanden. Nicht gegen die Ontogenese als solche, sondern gegen jene subjektiven Auffassungen und Anwendungen der ontogenetischen Vorgänge, die so oft mit der reinen Entwicklungsgeschichte verwechselt werden, wenden sich seine erkenntnisreichen Auseinandersetzungen, die wegen ihrer Gedankenfülle und großen Prägnanz der Darstellung nicht leicht zu lesen sind, dem Leser seine Mühe aber reichlich lohnen.

¹ Auch zu diesen Bemerkungen RABL'S verweise ich auf die vorhergehende Anmerkung, vor Allem aber auf die Lektüre von GEGENBAUR'S Originalarbeiten, insbesondere auch auf die Vergleichende Anatomie (1898). Nach RABL giebt es für GEGENBAUR mit seinen »heftigen Ausfällen auf die bösen Embryologen« wohl keine Wissenschaft dieses Namens mehr, 1898 (pag. 18) sagt GEGENBAUR: »Wir statuiren also für die Ontogenie und die vergleichende Anatomie die Nothwendigkeit inniger Wechselbeziehung, die für beide fruchtbar wird. Die vergleichende Anatomie erfährt aus der Ontogenie einen Theil der Entstehungsgeschichte der Organe im Individuum und vermag dadurch eben so zu schärferer Sonderung der verschiedenen Einrichtungen, wie zu deren engerer Verknüpfung zu gelangen. Die Ontogenie dagegen bedarf der vergleichenden Anatomie zur Prüfung und Trennung der palingenetischen und der cänogenetischen Processe, die in ihr vereinigt bestehen. Die eine oder die andere für sich liefert nur unvollständige Resultate, die auf Irrwege führen müssen.« Weil also GEGENBAUR von der embryologischen Forschung verlangt, dass sie nicht einseitig vorgehe, sondern ihren Untersuchungskreis durch Kombination mit der vergleichend-anatomischen Forschung erweitere und vertiefe, gerade so, wie er für die vergleichende Anatomie die Mitwirkung der Ontogenese fordert, — gilt er für RABL als der Vertreter »zünftiger Weisheit«!

² Diese Sprache RABL'S gegen einen Mann wie GEGENBAUR mag Manchen sonderbar anmuthen. Man könnte versucht sein, sie als den ungeschickten

Wer ohne Kenntniss von GEGENBAUR's originalen Publikationen die RABL'sche Wiedergabe aus GEGENBAUR's Schriften¹ und die Urtheile RABL's über ihn, der doch gerade kein Anfänger ist, liest, für den ist allerdings GEGENBAUR vernichtet. Nicht viel bleibt mehr von seinem Charakter als wissenschaftlicher Mann übrig. Wie sich auch die Thätigkeit eines Forschers zusammensetzen oder äußern möge, nach jeder Richtung hin offenbart sich GEGENBAUR nach dem von RABL gegebenen Konterfei als das Muster eines leichtfertigen und unfähigen Arbeiters, der den Thatsachen und der Wahrheit zum Trotz ganz willkürliche, im Principe verfehlte und unhaltbare Ansichten und Methoden vertritt und selbst innerhalb dieser Widersprüche Fehler auf Fehler begeht. Und verwundert wird der auf die Richtigkeit von RABL's Angaben Vertrauende fragen, wie es möglich war, dass die wissenschaftliche Welt von einem solchen, geradezu gemeingefährlichen Manne so lange düpiert werden konnte, dass sie unverdiente Ehren auf Ehren auf ihn häufte und ihn selbst zu den großen Anatomen und Morphologen rechnete! Welches Licht wirft dies auf die Urtheilsfähigkeit der Zeitgenossen!

Nach seiner bezüglichen Anwendung der menschlichen Sprache wird es RABL wohl nur billig und gerecht finden, dass ihm deutlich und deutsch geantwortet wird.

2. Rabl's Selbsteinschätzung seiner Leistungen und seiner Methode.

In der Schrift von 1901 bietet sich RABL reiche Gelegenheit, seine Leistungen und seine Methode denen GEGENBAUR's und seiner Schule gegenüber zu stellen, und der hohe Richter über GEGENBAUR ist sich dabei seines Werthes wohl bewusst. Er verweist dabei auch auf seine Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Linse (1900), an der ich desshalb nicht ganz vorbeigehen will.

Die RABL'sche Methode basirt auf der Ontogenese und dem ontogenetischen Präparate². Diese sind der reine und unverfälschte Aus-

Ausdruck einer überhaupt kräftigeren und robusteren Empfindungsweise aufzufassen. Das wäre nicht richtig. Wo es das eigene Ich betrifft, hat RABL ein sehr feines, ja selbst zartes Empfinden (vgl. 1901, pag. 534 und 536, sowie meine unten folgenden Ausführungen pag. 168—170).

¹ Meine Anmerkungen auf pag. 149—159 dürften freilich dem Leser gezeigt haben, was von der RABL'schen Berichterstattung und seinem Konterfei GEGENBAUR's zu halten ist, und wie weit seine sehr sichere Sprache den Thatsachen entspricht.

² Das ontogenetische Präparat spielt bei RABL eine besonders wichtige

druck der Entwicklungsgeschichte der Organismen überhaupt. Dieselbe ist für jeden Organismus eine spezifische und wiederholt nur die Entwicklung seiner unmittelbaren Vorfahren, und so fort durch ungezählte Generationen. »Dabei hat es nie und nirgends eine Fäl-

Rolle. RABL weiß und hebt gern hervor, dass er vortreffliche Präparate anfertigt, und fordert, wo abweichende Beobachtungen und Resultate bestehen, seine Gegner gern zu Konkurrenz-Demonstrationen auf anatomischen Kongressen auf, resp. kündigt solche gegen dieselben an. So hat er es u. A. auch mit GÖPPERT (RABL, 1896, pag. XXVIII) und BRAUS (Anat. Anz., XIX, pag. 367, Jena 1901), Beide Anhänger der GEGENBAUR'schen Schule, gemacht. Im letzteren Falle wurde die Aufforderung angenommen, im ersteren mit einer Gegen- erwidern beantwortet. In beiden Fällen aber haben die Geforderten gegen RABL nicht den Kürzeren gezogen (vgl. auch GÖPPERT, 1897, pag. 244—249, sowie USSOW, 1900, pag. 224), und RABL hat, trotz seiner vorherigen zuversicht- lichen und den Gegner geringschätzig behandelnden Sprache, nicht gerade Ur- sache, auf seine Erfolge stolz zu sein. — Dass RABL sich etwas auf seine vor- züglichen Präparate zu Gute thut, ist sein gutes Recht und wird ihm gewiss nicht von uns verdacht. Auch steht es für uns außer Zweifel, dass gute Prä- parate die nothwendige Basis jeder guten morphologischen Arbeit bilden, dass ohne sie zuverlässige Resultate nicht zu denken sind. Aber die Präparate allein bestimmen nicht den Werth jeder Arbeit. Es ist bekannt, dass dieselben Prä- parate unter den Augen verschiedener Beobachter ungleiche Resultate förderten (gerade die Flossenentwicklung betreffend sei auf WIEDERSHEIM, 1892, pag. 67 f. und MOLLIER, 1897, pag. 65 f., die Beide die gleichen Präparate von v. KUPFFER benutzten, verwiesen), und nicht minder, zu wie großen Divergenzen die ver- schiedenen Embryologen an den gleichen Objekten gelangten. Auch RABL hat seine Angaben, doch wohl an der Hand der eigenen Präparate, geändert. Das Präparat bildet den unerlässlichen objektiven Faktor für die Untersuchung, aber das ist nur ein Faktor. Erst durch das Hinzutreten der subjektiven Mo- mente, durch die zuverlässige und getreue Beobachtung, durch das genügende Wissen und Vertrautsein mit dem Stoffe und namentlich durch das höhere Vermögen zu urtheilen und zu schließen, kommt das Resultat der Untersuchung zu Stande, und die subjektiven Momente bilden hierbei den weitaus größeren Theil der Arbeit und verlangen unter Umständen sehr viel Zeit und wieder- holtes Beobachten und Nachdenken. Anders könnte jeder geschickte mikro- skopische Präparator gute wissenschaftliche Arbeiten machen. Das ist Alles so zu sagen selbstverständlich. — Gewiss giebt es Fragen, namentlich auf histo- logischem und histogenetischem Gebiete, die derart liegen, dass sie durch die bloße Anfertigung guter Präparate und deren richtige Betrachtung entschieden werden können. RABL hat auf diesem Gebiete seine Verdienste, die ich am allerwenigsten unterschätze. Aber die Mehrzahl der morphologischen Fragen verhält sich viel complicirter und beansprucht eine intensive Sinnes- und Geistes- thätigkeit, wobei schon die elementare Arbeit der Kombination der Schnitte volle Konzentration nöthig macht; diese können durch eine öffentliche Demon- stration auf einem Kongresse, vor einem Forum, das doch nur zum kleinsten Theile mit den bezüglichen Fragen vertraut sein kann, und bei der kurzen da- selbst verfügbaren Zeit nicht im Handumdrehen entschieden werden.

schung der phylogenetischen Urkunde gegeben; nie hat ein Kind bei seiner Entwicklung ein Stadium seiner Eltern unterdrückt oder ein neues eingeschoben; nie haben die Eltern die Entwicklung der Großeltern verleugnet. Von diesem Gesichtspunkte betrachtet, kann es in der Entwicklung eines Organismus keine Cänogenese geben, man müsste denn als solche jene Störungen in dem normalen Ablauf der Erscheinungen bezeichnen wollen, welche zu Missbildungen führen (1900, pag. 258). Die vergleichend-anatomische Richtung, die »an Gedanken mehr und mehr verarmte«, während »die Entwicklungsgeschichte rüstig und jugendfrisch vorwärts schritt«, habe die Cänogenien erfunden und immer da herbeigeht und angewendet, wo die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte sich mit ihren Spekulationen in Widerspruch setzten (1900, pag. 257, 261). »Wir haben ja in den letzten Jahren oft genug erfahren, wie leichtfertig und willkürlich mit dem Begriff der Cänogenese gewirthschaftet wird und wie man damit im Handumdrehen jeder entwicklungsgeschichtlichen Thatsache ihre Bedeutung und Beweiskraft nehmen kann« (1901, pag. 503). Nach der Mehrzahl »der heutigen Vertreter der sogenannten vergleichend-anatomischen Richtung besteht die Entwicklung eines Organismus aus nichts als einer Aneinanderreihung cänogenetischer Erscheinungen; sie ist nichts als eine Kette von Fälschungen der phylogenetischen Urkunde« (1900, pag. 258)¹.

¹ Hier wäre es recht interessant, von RABL zu erfahren, welche Vertreter der vergleichend-anatomischen Richtung dies behauptet haben. — Charakteristisch ist auch, mit welcher Geschwindigkeit RABL handgreiflich bestehende Cänogenien abthut. Auf pag. 257 und 258 der Linsenarbeit (1900) erwähnt er einige bekannte Cänogenien in der Ontogenese der höheren Wirbelthiere (mächtiger Nahrungsdotter des Hühnchens, Primitivstreifen, Mundbucht, kiemenlose Kiemenbogen, Amnion), hinsichtlich welcher (speciell in Beziehung auf Dottersack und Amnion) GEGENBAUR (1888, pag. 5) angegeben hatte: »Wir kennen keine Wirbelthiere, die zeitlebens einen Dottersack trügen, oder mit einem Amnion umhüllt blieben! Wir können solche Zustände uns vernünftigerweise nicht einmal denken«. »Jawohl«, fährt nun RABL fort, »Wir können uns solche Zustände vernünftigerweise nicht einmal denken. Wir sollten aber auch eine so verständnislose Betrachtungsweise entwicklungsgeschichtlicher Erscheinungen für ausgeschlossen halten dürfen« (pag. 258) und führt dann einige Zeilen weiter unten an: »Wer will von einem Huhn verlangen, dass es die Entwicklung eines Salamanders, wer von einem Salamander, dass er die Entwicklung eines Fisches wiederhole? Thatsächlich aber verlangt man dies, wenn man von einem Hühner-Embryo fordert, dass er Kiemenbogen zur Ausbildung bringe.« Von Dottersack und von Amnion (dieser specifischen Einrichtung der höheren Wirbelthiere), um die es sich doch nach dem Vorangehenden in erster Linie handelte, wird aber kein Wort erwähnt; lautlos sind

Wenn ich RABL also richtig verstehe, kann man aus den ontogenetischen Präparaten, da es in der Ontogenese »nie und nirgends eine Fälschung der phylogenetischen Urkunde gegeben« hat, die ganze Palingenese des untersuchten Thieres von seinem ersten Anfange an ohne Weiteres ablesen¹.

Bei dieser entwicklungsgeschichtlichen Methode RABL's »fällt die Entscheidung der Entwicklungsgeschichte zu« (1901, pag. 526)² und »Sicherheit kann aber auch hier nur die Entwicklungsgeschichte geben« (pag. 523)². Auf Grund der Entwicklungsgeschichte handelt es sich (bei den paarigen Flossen) »um leicht zu konstatirende, vollkommen sicher stehende Thatsachen. Jeder, der im Stande ist, vorurtheilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten, wird nicht einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben können, dass Muskeln, Skelet und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind« (pag. 475) und ferner »kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen und wird auch durch keinerlei Raisonement aus der Welt geschafft, dass die Radien metamerische Theile des Flossenskeletes sind und dass sie als solche ihren Ursprung nehmen« (pag. 535). RABL's Auffassung (der Flossen der Selachier und Chondrosteiden) unterscheidet sich principiell von derjenigen GEGENBAUR's, denn »auch hier«, sagt er, »stütze ich mich in erster Linie auf die Thatsachen, mit denen uns die Entwicklungsgeschichte bekannt gemacht hat« (pag. 544). »Von einer strengeren Beweisführung konnte freilich so lange nicht die Rede sein, als die erste Entwicklung des Skeletes und der Bau des Carpus und Tarsus der urodelen Amphibien nicht genauer untersucht waren« (pag. 552)³. Gerade RABL ist es, der uns da, wo »weder die vergleichende Anatomie, noch die Entwicklungsgeschichte bisher auf diese Fragen« (systematische Beziehungen zwischen Fischen, Dipnoern und Amphibien) »eine befriedigende Antwort zu geben vermochten«, gezeigt hat, wie ihm »bei richtiger Be-

sie unter den Tisch gefallen. Ist dies vielleicht eine verständnisvolle Antwort gegenüber GEGENBAUR's »verständnisloser Betrachtungsweise«?

¹ Weiter unten werden wir sehen, wie RABL diese seine Methode in praxi handhabt.

² Es handelt sich hier (pag. 526) um die specielle Anordnung der Kopulationsorgane der Selachier und um (pag. 523) das vordere Basalstück (Basa'le propterygii) der Bauchflosse gewisser Haie.

³ Damit dürften die vielen und zum Theil sehr genauen Untersuchungen früherer Autoren (von denen RABL einzelne an anderer Stelle auch sehr anerkennt, pag. 500 f.) doch zu gering bewerthet sein. Die thatsächlichen Befunde auf diesem Gebiete sind von RABL nicht sehr erheblich vermehrt worden.

urtheilung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen die Antwort nicht allzu fern zu liegen« scheine (pag. 489). Er hat uns eine Hypothese gegeben, von der er sagen kann: »Die Hypothese, welche ich vorgetragen habe, ist demnach im Stande eine ganze Reihe von Erscheinungen, für die wir bisher keine Erklärung hatten, unserem Verständnisse näher zu bringen« (pag. 488)¹. Und seine Darlegungen über den Carpus und Tarsus der Urodelen beschließt der Satz: »So« (wie RABL es ausgeführt) »gestaltet sich die Frage nach dem Ursprung und der Ausbildung der Extremitäten zu einem entwicklungsmechanischen Problem von der größten Bedeutung« (pag. 519).

Er gelangt aber zu noch viel allgemeineren und weiter reichenden Wahrheiten, so namentlich die überraschend neuen und originellen: »Man muss sich stets vor Augen halten, dass die Entwicklungseinheiten der verschiedenen Thierformen specifisch von einander verschieden sind, dass die Wesenheit der Organismen ihre Entwicklung beherrscht und dass wir nach dem Grade der Übereinstimmung der einzelnen Entwicklungseinheiten den Grad der natürlichen Verwandtschaft zweier oder mehrerer Thierformen zu beurtheilen haben. Je länger zwei oder mehr Entwicklungseinheiten einander parallel laufen, um so näher ist, unserem Urtheile nach, ihre natürliche Verwandtschaft« (pag. 489, 490)².

¹ RABL führt vier Erscheinungen auf, die sich aus der (von ihm im Vorhergehenden dargelegten) Funktion der unpaarigen und paarigen Flossen bez. Flossensäume erklären (pag. 488). Die gesperrten Lettern rühren von ihm her. Weiter unten wird sich Gelegenheit finden, darüber zu sprechen.

² Auch hier entspricht die Wiedergabe des obigen Satzes in gesperrten Lettern dem Originale. RABL verweist hierbei zugleich auf den »Rückblick und Schluss« seiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Linse (1900). Diese Untersuchung, deren große Sorgfalt ich gern anerkenne und die das specielle Gebiet der Linse betreffend viel Vortreffliches enthält, bringt in ihrem Rückblick und Schluss (pag. 257 f.) allgemeinere Bemerkungen und Folgerungen, denen ich bereits oben (pag. 161, 162) einige entnahm. Ich möchte nicht unterlassen, die von RABL selbst durch gesperrten Druck hervorgehobenen und damit wohl als die bedeutsameren Resultate seiner Arbeit gekennzeichneten Sätze wiederzugeben: »Die Wesenheit eines Organismus beherrscht seine Entwicklung« (pag. 269). »Jede Art hat ihre eigene, specifische Linse« (pag. 262). »Jede Art hat ihre specifischen Organe« (pag. 283). »Wenn aber die Organe solche Unterschiede zeigen, so müssen sie auch in den Geweben bestehen und eben so auch in den die Gewebe zusammensetzenden Zellen. Wir werden so zu dem Schlusse geführt, dass die specifischen Unterschiede schon im Bau der Eizelle begründet sind, dass schon das Ei bei den verschiedenen Thierarten einen specifisch verschie-

An die Stelle des beseitigten an Gedanken mehr und mehr verarmten GEGENBAUR mit seiner irreführenden Methode ist sonach ein jugendfrischer wissenschaftlicher Heros getreten, dessen sichere und zuverlässige Arbeitsmethode uns weit umfassendere und höher stehende Leistungen brachte und zu noch größeren Hoffnungen berechtigt.

Sehen wir uns nun an, was dieser Mann auf dem vorliegenden Gebiete in seinen »Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten« geleistet und wie er seine Methode dabei durchgeführt hat.

3. Rabl's Angaben über den metameren Bau der paarigen Fischflossen.

Wie schon oben (pag. 145) ausführlich wiedergegeben, ist es nach RABL (1901, pag. 475, 536, 537) eine vollkommen sicher stehende Tatsache, dass Muskeln, Skelet und Nerven der paarigen Flossen der Selachier und Störe metamerische Bildungen sind und als solche entstehen. Diese Tatsache genügt allein, um der Kiemenbogen-Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's jeden Boden zu entziehen. Den Erläuterungsversuchen GEGENBAUR's stehen die Thatsachen direkt im Wege.

Die Antwort auf diese Behauptungen RABL's, welche den Anschauungen der Seitenflossen-Theoretiker entsprechen, ist bereits in den bezüglichen Veröffentlichungen von JAEKEL (1894), GEGENBAUR (1894, 1898), FÜRBRINGER (1897), BRAUS (1898, 1899, 1900) und SEMON (1898) enthalten. RABL ignoriert sie, geht an den dort gegebenen aus-

denen Bau besitzt« (pag. 283). »Wie jeder Organismus seine spezifische Entwicklung, so hat er auch seinen spezifischen anatomischen Bau; er bewahrt seine Eigenart sein ganzes Leben lang, vom Beginn seiner individuellen Existenz bis zu seinem Untergange« (pag. 285). »In der Linse spiegelt sich eben die ganze Lebensweise eines Thieres« (pag. 288). — Diese Sätze bilden gewissermaßen den Ausgang für die oben im Texte citirten von 1901. Der letzte Satz ist eine specielle Anwendung auf die von RABL gerade behandelte Linse; gern wird man sich mit ihm einverstanden erklären, namentlich wenn es erlaubt ist, anstatt Linse »jedes beliebige Organ« zu setzen. Die erste These ist, wie RABL selbst an giebt, v. BAER (1828, pag. 147 f.) entnommen. Aus ihr folgen die anderen von selbst; sie sind wohl uns Allen seit unserer Jugendzeit in Fleisch und Blut übergegangen (vgl. u. A. auch den Anfang des 1. Kapitels von C. v. NÄGELI's Theorie der Abstammungslehre. 1854). Warum uns RABL diese altbekannten Dinge jetzt in gesperrtem Drucke mittheilt, entzieht sich meiner Kenntnis.

fürlichen und z. Th. auf recht eingehenden ontogenetischen Untersuchungen basirenden Auseinandersetzungen lautlos vorüber; einzelne hierher gehörige Arbeiten existiren überhaupt nicht für ihn (s. oben pag. 147, 148).

Die GEGENBAUR'sche Schule ist stets für die metamere Anlage der Muskeln und Nerven der paarigen Extremitäten eingetreten, sie hat sich aber bisher nicht von der metamerischen Entstehung und Natur des Skeletes derselben überzeugen können.

a. Muskeln und Nerven der paarigen Fischflossen.

Dass die Muskeln und Nerven der paarigen Gliedmaßen, gleichviel ob dieselben dem Flossentypus oder der daktylopoden Extremität angehören¹, ist eine uralte schon über 100 Jahre (MONRO, 1785) bekannte Wahrheit (BRAUS, 1898), die sich bereits in älteren Büchern der menschlichen und vergleichenden Anatomie findet, — lange bevor sich die embryologische Untersuchung mit dieser Frage beschäftigte. BALFOUR hat das bekanntlich später (1878) für die Ontogenese der Selachier bestätigt und DOHRN (1884) hat sich das Verdienst erworben, die erste Entstehung dieser Muskulatur der paarigen Flossen aus den Myomeren genauer zu beschreiben. Viele andere Autoren, von denen betreffend die Selachier namentlich RABL (1892 B), MOLLIER (1892, 1893) und BRAUS (1899) hervorgehoben seien, haben auf diesem Gebiete weiter gearbeitet.

RABL hat sehr gern anerkannte Verdienste um die speciellere Kenntnis dieser Entwicklung; auch hat er sich bemüht, die Korrelation und den Einfluss der Muskulatur auf das Skelet nachzuweisen. Leider hat ihn dabei zu wiederholtem Male das Missgeschick getroffen, in recht verhängnisvoller Weise zu irren.

Einmal hat er bei den von ihm untersuchten Rochen (*Torpedo ocellata*, *Raja* sp., *Rhina squatina*) zu finden gemeint, dass zwischen den Radien der Brust- und Bauchflossen derselben und den mit ihnen verbundenen, den Rumpfmymomeren entstammenden Muskeln ein streng numerisches durchgreifendes Verhältnis bestehe, und hat auf Grund dieser von ihm »festgestellten Befunde« eine Formel aufgestellt (1892, pag. 135), wonach sich für die Rajiden aus der Zahl der Radien der Brust- und Bauchflosse die Zahl der Rumpfwirbel mit

¹ Von den zum Schultergürtel in Beziehung stehenden Muskeln, welche von Kopfnerven (Gebiet des Nervus vagus) innerviert werden, wird hier zunächst abgesehen.

annähernder Genauigkeit berechnen lasse. — MOLLIER (1893, pag. 153), der ebenfalls *Torpedo ocellata* untersuchte und auf die RABL'sche Formel prüfte, wies nach, dass dieselbe einen Irrthum in dem Umfange von zwei Wirbeln enthalte und dass sie überhaupt eine Verallgemeinerung für die Torpediniden oder für alle Rajiden nicht zulasse. RABL hat das dann (1896, pag. XXIX) als eine »untergeordnete Modifikation« seiner Formel bezeichnet. Endlich aber hat BRAUS (1898, pag. 444—449) auf Grund von ausgedehnten Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Haien und Rochen, darunter auch die von RABL behandelten, gezeigt, dass weder für die einen noch für die anderen die RABL'sche oder MOLLIER'sche Formel anwendbar sei, dass allein innerhalb der Rajiden die Abweichungen von RABL's Formel für die Brustflossen innerhalb der Differenz von 9, für die Bauchflossen von $10\frac{1}{2}$ Wirbeln sich bewegen und dass von einem in eine durchgreifende Formel zu bannenden Verhältnisse zwischen Radienzahl und Myomerenzahl keine Rede sei.

RABL hat meines Wissens bisher gar keinen Versuch gemacht, diese Befunde von BRAUS sachlich zu widerlegen oder zu entkräften; er bemerkt aber jetzt (1901, pag. 535): »Daher sind auch Zahlenverhältnisse zwischen den Urwirbeln, welche sich an dem Aufbau der Flossenmuskulatur betheiligen, und den Radien, die zwischen den Streck- und Beugeknospen entstehen, von der größten principiellen Bedeutung. Ob dabei die Formel, welche ich für die Rajiden (aber nur für diese) aufstellen zu können glaubte, ganz genau zutrifft, oder ob die Formel MOLLIER's oder irgend eine andere besser ist, ist im Principe ganz gleichgültig.« Also: Ob RABL's Formel Differenzen bis zu $10\frac{1}{2}$ Wirbeln gegenüber der Wirklichkeit darbietet oder, wie das RABL mit bemerkenswerthem Euphemismus ausdrückt, nicht »ganz genau zutrifft«, ist im Principe ganz gleichgültig; von der größten principiellen Bedeutung ist aber, dass Zahlenverhältnisse zwischen Urwirbeln und Flossenradien bestehen. Als ob nicht überall in der Welt Zahlenverhältnisse bestehen! Einen vageren und genügsameren Standpunkt als den jetzt vorliegenden des sonst so sehr auf Genauigkeit und Thatsachen pochenden RABL kann man sich wohl schwer denken.

Dann hat RABL in seinen Untersuchungen, die hauptsächlich an *Torpedo* sowie *Pristiurus* angestellt wurden, angegeben, dass zwischen den metameren Muskelknospen der Urwirbel, sowie sie sich in Muskeln umzuwandeln beginnen, die centrale Bindegewebsmasse in einen an der Basis der Flosse verlaufenden, knorpelähn-

lichen Stab, das Basipterygium, und die davon ausgehenden Radien sich gliedern, wobei jeder Stab (Radius) in der Mitte zwischen je einer dorsalen und ventralen Knospe entstehe (1892 B, pag. 127), und fernerhin in einer Diskussion mit BRAUS in Kiel betont, dass zwischen den Muskeln und dem Skelet eben so innige und wichtige Beziehungen bestehen, wie zwischen Muskel und Nerv, und dass die Muskeln sich das Skelet aufbauen, dieses daher nur aus den Beziehungen zu jenen verstanden werden könne (Verh. d. Anatom. Ges. in Kiel. Jena 1898, pag. 179). — MOLLIER (1893, pag. 27 f.) hat nun, ebenfalls bei *Torpedo*, gefunden, dass die Muskelknospen mit fortschreitendem Wachsthum an ihren basalen Enden breite Anastomosen eingehen und dass dieser Process schließlich zur Ausbildung von reihenweise angeordneten, aber nicht mehr haploneuren, sondern polyneuren Muskelknospen führe. BRAUS, dem wir bereits den anatomischen Nachweis der polyneuren Versorgung der einzelnen Flossenmuskeln verdanken (1892, pag. 22 f.), hat diese ontogenetischen Vorgänge eingehend bei *Spinax*, aber auch bei *Pristiurus* und *Torpedo* untersucht (1898, pag. 168 f., 1899, pag. 539 f., 580 f. und 608 f.), dabei MOLLIER's Angaben bestätigt und zugleich die Nachweise geliefert, 1) dass RABL, dessen Untersuchungen er übrigens in der anerkanntesten Weise gegenübertritt, ein für die ganze Auffassung der Flosse höchst bedeutsamer Vorgang entgangen war, nämlich der, dass es sich in den späteren Entwicklungsphasen der Flossen, aber noch vor dem Auftreten des Knorpels in denselben, nicht mehr um metamere haploneure Muskelknospen, sondern bereits um nicht mehr metamere polyneure Muskelgeflechte (»Musculi radiales«) handele, 2) dass zwischen diesen pseudometameren Radialmuskeln und den Radien von *Spinax* im Anfang weder Verband, noch numerische Übereinstimmung (»Konkordanz«) bestehe, sondern dass erst nach und nach sich beides in mehr oder minder unvollkommener Weise herausbilde.

Diesen schlagenden Beweisen gegenüber zeigt sich der Mann, der im Gefühle seiner Überlegenheit fast ohne Aufhören auf GEGENBAUR und seiner Schule herumpaukt, als zart empfindendes Gemüth: »Diese Anastomosen«, bemerkt er 1901 (pag. 536), »deren Vorkommen ich bestätigen kann, hatte ich ursprünglich übersehen und BRAUS war auf dem Anatomenkongress in Bonn so liebenswürdig, mir dies als einen ‚Beobachtungsfehler‘ zu vermerken. Mit dem gleichen Rechte könnte man es z. B. einen ‚Beobachtungsfehler‘ nennen, dass FLEMMING bei seinen ersten Arbeiten über Zelltheilung das

Polfeld übersehen hat. Man müsste also einen Gegenstand vollständig und nach allen Richtungen erschöpfen, um sich nicht des Vorwurfs eines Beobachtungsfehlers auszusetzen. Ich erwähne dies nur, um zu zeigen, wie freundlich meine Beobachtungen, die ja in der That recht unbequem sind, von GEGENBAUR und seinen Schülern beurtheilt werden. Es wird dies auch in der Zukunft zu beobachten sein.«

Auch hier ist RABL's Antwort ganz unvollständig und die Bezugnahme auf FLEMMING eine unzutreffende. RABL hatte beobachtet, dass die Radien in numerisch streng entsprechender Weise und Lage von den metameren Muskelknospen gebildet werden, sowie sich diese in Muskeln umzuwandeln beginnen, MOLLIER und BRAUS aber hatten nachgewiesen, dass vor der Radienbildung eine Verflechtung der metameren Muskelanlagen zu nicht mehr metameren, sondern polyneuren Radialmuskeln stattfindet und dass erst zwischen diesen komplexen Muskelgebilden die Radien zum Vorschein kommen¹. Das ist doch ein ganz anderes Ding als der FLEMMING'sche Fall. Bei RABL lag nicht eine bloße Lücke oder Unvollständigkeit in der Untersuchung, sondern ein wirklicher Beobachtungsfehler und eine irrtümliche Angabe vor, als er behauptete, dass die Radien sich zwischen den metameren zu Muskeln umgewandelten Muskelknospen entwickelten, denn in Wirklichkeit kommen dieselben nicht zwischen diesen metameren Gebilden, sondern zwischen den pseudometameren, komplexen und polyneuren Radialmuskelanlagen zum Vorschein. Man kann ja RABL zu seinem Beobachtungsfehler kondoliren; aber so lange er nicht nachgewiesen, dass MOLLIER und BRAUS falsch beobachteten, kennt die deutsche Sprache für das, was ihm passirte, kein zutreffenderes Wort als das von BRAUS gebrauchte.

Es ist somit zu konstatiren, dass RABL zwei fundamentale Fehler in seinen Beobachtungen und thatsächlichen Angaben, auf die er zu einem wesentlichen Theile seine Theorie gründete, von einem Anhänger der GEGENBAUR'schen Schule, und zwar auf RABL's ureigenstem ontogenetischen Gebiete, nachgewiesen worden sind. RABL hat darauf mit der oben gewürdigten Logik und mit der Gefühlsäußerung einer zarten verletzten Seele geantwortet, eine sachliche Widerlegung aber nicht gegeben.

¹ Die weitere Differenz zwischen RABL und BRAUS, wonach bei Torpedo (RABL) von allem Anfang eine genaue Konkordanz, bei Spinax BRAUS) zuerst eine Diskordanz zwischen den entstehenden Radien und Muskeln (Radialmuskeln, BRAUS) bestehe, lasse ich vorläufig ganz bei Seite, da es sich hier um von beiden Autoren festgehaltene Beobachtungen an verschiedenen Thieren handelt.

Nach so viel Leiden ist ihm die billige Revanche zu gönnen, dass er die ausführliche ontogenetische Arbeit von BRAUS (1899, pag. 501—629 mit 5 Tafeln), die über die Entstehung der paarigen Gliedmaßen mit ihren Muskeln und Nerven bei *Spinax*, *Pristiurus* und *Torpedo* eingehend berichtet und die bezügliche Frage — ganz abgesehen von den Schlüssen — schon rein beschreibend ein gutes Stück weiter geführt hat als die vorhergehenden bezüglichen Arbeiten, völlig todtschweigt. Man nennt das Vogel Strauß-Politik; eine solche Leistung ist nicht gerade schwierig.

Und fernerhin kann man ihm auch gönnen, wenn er hinsichtlich seiner eigenen Beobachtungen noch den tröstenden Glauben besitzt und ausspricht, dass sie für GEGENBAUR und seine Schüler »ja in der That recht unbequem sind«.

b. Skelet der paarigen Fischflossen.

Bereits im Vorhergehenden wurde angegeben, dass hinsichtlich der Abstammung des Skelets der paarigen Fischflossen zwischen der GEGENBAUR'schen Archipterygiumtheorie und zwischen der Seitenfaltentheorie, der RABL anhängt, eine fundamentale Differenz besteht.

GEGENBAUR und seine Schule leiten dieses Skelet aus dem Kiemenskelet unter Wanderung in das spinale Gebiet ab; die Seitenfaltentheoretiker lassen es in loco im Rumpfe aus dem Mesoderm der Seitenfalte und, wie insbesondere RABL betont, durch die aufbauende Kraft der metameren spinalen Muskulatur als dieser genau entsprechendes metameres Gebilde entstehen.

Für die GEGENBAUR'sche Schule ist somit das Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse sowie des Beckengürtels und der Bauchflosse ein Abkömmling primitiver Kiemenbogen und Kiemenradien¹, die unter frühzeitiger Aufgabe ihrer einstmaligen respiratorischen Funktion, sowie unter Rückbildung ihrer dieser Respiration dienenden, vom Nervus vagus versorgten Muskulatur in Verband mit der Rumpf-

¹ Über das Ausgang gebende primordiale Verhalten dieser Kiemenradien, welche die stützenden Träger der Kiemenschleimhaut bilden, ist bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnis nichts Sicheres zu sagen. Diejenige Anschauung, welche sie als ursprüngliche Sprossungen der Kiemenbogen betrachtet, die bei höherer Entfaltung der Kiemenathmung und Kiemenschleimhaut zu größerer und selbständigerer Entwicklung gelangten, bei primitiverem Verhalten der Respiration aber gering entfaltet und unselbständig blieben, dürfte wohl die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

muskulatur und in das spinale Gebiet gelangten und dabei zugleich mehr und mehr zu lokomotorischen Leistungen herangezüchtet wurden¹. Dieser in sehr alter Zeit stattfindende Funktionswechsel und diese morphologische Umbildung war mit mehr oder minder weitgehenden Wanderungen in das spinale Rumpfgebiet, vorwiegend in caudaler Richtung, hier und da aber auch mit rückläufigen rostral gerichteten Bewegungen, verbunden; den bewegenden Faktor bildete hierbei die Rumpfmuskulatur. Zugleich erfuhr unter dem mächtigen Einflusse der neuen lokomotorischen Funktion und der ihr dienenden und immer höher sich differenzirenden Rumpfmuskeln auch das alte aus dem Kopfbereiche übernommene Skelet eine weitgehende Umwandlung: der viscerele Bogen wurde unter erheblicher Umbildung zum Gliedmaßengürtel; die mit der Rückbildung des respiratorischen Aktes immer rudimentärer gewordenen Träger der Kiemenschleimhaut (Reste der Kiemeradien) gelangten zu neuer, neuen Zwecken dienender hoher Ausbildung (Sprossenbildung mit sekundärer Gliederung). So entstand in Korrelation zu den die Flosse bewegenden spinalen Muskeln das Flossenskelet, nach Volumen ganz überwiegend eine neue Heranzüchtung, aber doch kein völlig neues Element, das durch die spinale Muskulatur aus dem Bindegewebe des Rumpfes herausgebildet worden wäre, sondern ein Gebilde, welches aus den kleinen Relikten des visceralen Gebietes (Radienrudiment) übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt wurde. Da hierbei der spinalen Muskulatur eine sehr wesentliche Rolle zukam, geschah diese Skeletentfaltung unter dem regulatorischen Einflusse der Funktion auch bei zahlreichen Abtheilungen in einer dem ursprünglichen metameren Ausgange der Muskulatur sich mehr oder minder anpassenden Anordnung. — Dieser so dargestellte phylogenetische Bildungsprocess ist großentheils noch Hypothese; feste Bausteine und spekulative Bindeglieder liegen dabei neben einander. Doch weisen gewisse Verhältnisse des Schultergürtels² und die theilweise Innervation des

¹ Der Verband des visceralen Skeletes mit der Rumpfmuskulatur vollzog sich bereits in sehr früher Zeit; er fehlt auch nicht jenen vorderen Visceralbogen, die bei den niederen Vertebraten noch jetzt der Kiemerathmung dienen. Und hier lässt sich zugleich von diesen bis zu den höheren Wirbelthieren die ganze Entwicklungsreihe demonstrieren, welche unter Aufgabe der alten respiratorischen Funktion und unter immer weitergehender Rückbildung der alten von Kopfnerven versorgten Kiemermuskulatur mehr und mehr unter den überwiegenden Einfluss der spinalen Muskulatur gelangte. Für diese Kiemer sind auch weitgehende caudalwärts gerichtete Wanderungen konstatiert.

² Ich habe hierbei vorzugsweise die ganze Gestalt und Lage des Schulter-

ihn umhüllenden Bindegewebes, sowie gewisse mit ihm in Verband stehende und vom N. vagus versorgte Muskeln (Trapezius, Inter-scapularis) auf die alten Beziehungen zum visceralen Skelete hin; das Brustflossenskelet aber ist auch ontogenetisch als eine Sprossung aus dem Schultergürtel erkannt worden, gehört somit genetisch zu ihm. Bei dem von dem Kopfbereiche viel weiter entrückten Beckengürtel (dem die Bauchflosse gerade so angehört wie dem Schultergürtel die Brustflosse) ist von jenen Resten einer einstmaligen Zugehörigkeit zum visceralen Gebiete nichts mehr nachweisbar. Sein und seiner Flosse ganzer Bau spricht aber mit sehr großer Wahrscheinlichkeit für die Homodynamie mit dem Schultergürtel und der Brustflosse, aber nicht für eine sekundär herangezüchtete Konvergenz-analogie aus einem dem vorderen Bogen und seiner Flosse ursprünglich ganz heterogenem Gebilde (hinsichtlich des Näheren verweise ich auf die bereits oben pag. 147, 148 angegebenen Schriften nebst JAEKEL 1894, 1896, denen ich noch HAECKEL 1895 anreihe).

Die Anhänger der Seitenfaltentheorie halten das Skelet der paarigen Flossen für ein dem Kopfe völlig fremdes Gebilde, das unter dem neubildenden Einflusse der spinalen Rumpfmuskulatur lediglich aus dem Mesoderm des Rumpfes zur Entstehung gelangte. Für sie bildet eine phylogenetisch als einstmals bestehend angenommene paarige Seitenfalte, die direkt hinter dem Kiemenbereiche begann und in der Analgegend endete, ursprünglich nur von Bindegewebe gestützt war, aber damals bereits lokomotorischen Funktionen diente, den Ausgang. Diese passive Seitenfalte wurde weiterhin mit von den Rumpfmymyomeren herausprossenden Muskeln versehen und diese Muskeln wieder ließen, wie bereits angegeben, aus dem Bindegewebe der Seitenfalte ein neues Skelet entstehen. Dieses zwischen und

gürtels der Haie, sowie die bei gewissen Vertretern derselben sich findenden suprascapularen Abgliederungen des dorsalen Endes im Auge, während ich auf die ventralen, von den Autoren als Episternum, Omosternum etc. bezeichneten Abgliederungen derselben jetzt noch weniger Werth lege als schon früher (1897, pag. 725). Der Schultergürtel ist keinem der bekannten Visceralbögen komplet komolog, sondern eine weitgehende Umbildung aus primordialen Formen derselben; es braucht hierbei nur auf die ganz veränderte Lage zu dem Nervus vagus, dem Herzen und den Kiemengefäßen hingewiesen zu werden, die gemeinhin außen auf den Kiemenbögen liegen, aber von dem Schultergürtel bedeckt werden (doch sei hierbei an den hinteren Copularapparat gewisser Rhinorajidae, namentlich *Pristis*, sowie an den Schultergürtel der Chimaeridae erinnert). Bei so weitgehenden Veränderungen ist eine speciellere Homodynamisirung nur mit größter Vorsicht und Reserve in Angriff zu nehmen.

von ihnen gebildete Skelet musste dementsprechend genau die metamere Anordnung der Muskulatur wiederholen und ist gerade so wie die Muskeln und Nerven der Flosse als eine von Anfang an metamer angelegte Bildung zu beurtheilen. Mit dieser höheren Entwicklung zu einem mit Muskeln und Skeletradien versehenen aktiven lokomotorischen Organe vollzog sich zugleich eine Sonderung der Seitenfalte, indem deren Anfangs- und Endtheil vorzugsweise zu jener höheren Dignität sich erhob (Brustflosse und Bauchflosse), der intermediäre Abschnitt dagegen zur Rückbildung gelangte. Die Rochen mit ihren langen, der Berührung nahekommenden paarigen Flossen stehen dem ursprünglichen Stadium der zusammenhängenden Seitenfalte näher, als die Haie¹. Die Flossengürtel werden, falls ihrer überhaupt Erwähnung gethan wird, entweder für Abgliederungen aus dem verschmolzenen Komplex der basalen Radienenden oder (Schultergürtel) als Abkömmlinge* aus Kiemenbogen erklärt. — Die Seitenfaltentheoretiker, deren Anschauungen bei DOHRN (1884)² und RABL (1901) schärfsten Ausdruck gefunden haben, erklären einerseits die von GEGENBAUR und seinen Schülern vertretenen Anschauungen als mit den Thatsachen unvereinbar³, ignoriren auch größtentheils

¹ Im Detail bestehen verschiedene Differenzen zwischen den einzelnen Anhängern der Seitenfaltentheorie. Ich halte mich hier vorzugsweise an RABL, dessen Arbeit (1901) die jüngste Veröffentlichung auf diesem Gebiete ist. Den vergleichend-anatomischen Begründern der Seitenfaltentheorie diente die Beckenflosse der Knorpelganoiden als Ausgang für ihre Deduktionen. Für die primordiale Bedeutung der Rochenflossen und der Rochen überhaupt ist insbesondere DOHRN eingetreten; auch neuerdings (1901, pag. 204) verfiert er auf Grund der Somitenbildung im Kopfbereiche diese Stellung und erklärt Torpedo in diesem Stücke für primordialer als Heptanchus. Aus RABL's letzter Veröffentlichung (1901) kann ich nicht sicher ersehen, ob ihm die Rochen oder die Haie tiefer stehen.

² Streng genommen vertritt DOHRN (1884, pag. 79) eine abweichende Theorie, indem ihm nicht eine zusammenhängende Seitenfalte, sondern eine an dieser Stelle befindliche Reihe von einzelnen Fortsätzen, die den dorsalen Parapodien der Anneliden vergleichbar sind, als Ausgang für die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere dient. Im Übrigen aber und namentlich auch in der Verurtheilung der Archipterygiumtheorie steht er auf dem Boden der Seitenfaltentheoretiker.

³ Recht Anerkennenswerthes leisten darin DOHRN und RABL. DOHRN (1884, erachtet es gar nicht mehr für erforderlich, die Archipterygiumtheorie zu bekämpfen, da sie seines Erachtens »gar keine Stütze mehr in den Thatsachen findet« (pag. 65), will sie aber doch, wie er hofft, »für immer beseitigen und sich dabei der Muskulatur bedienen« (pag. 66); »in der That fällt die GEGENBAUR'sche Ableitung von Kiemen völlig zusammen, aber hauptsächlich zufolge des Ursprunges der Muskulatur der Flossen« (pag. 82); »es ist nun aber erstaunlich zu sehen, dass GEGENBAUR sogar die embryonalen Seitenfalten der

die alten Relikte der einstmaligen Kopfmuskelversorgung des Schultergürtels¹, glauben aber andererseits, dass sie namentlich in den von der Ontogenese gelieferten Thatsachen die Beweise für die Richtigkeit ihrer Auffassung besitzen (hier verweise ich namentlich auf BALFOUR 1876, 1881, THACHER 1877, MIVART 1877/78, DOHRN 1884, WIEDERSHEIM 1892, RABL 1892, 1901, MOLLIER 1893, 1895, 1897). —

Der Schwerpunkt oder vielmehr der einzige Versuch einer Beweisführung für die metamere Anlage des Skeletes der paarigen Fisch-

Selachier zu Gunsten der Archipterygium-Kiementheorie verwendet« (pag. 87); die Wanderung selbst gehöre »ins Gebiet der Fabeln« (pag. 89) und GEGENBAUR's diesbezügliche Angaben seien »ein Spinnweb von Wenss und Abers« (pag. 88). Der sachliche Werth dieser Kritik und dieser zuversichtlichen Behauptungen ist dann von der GEGENBAUR'schen Schule gewürdigt worden auf Grund genauer ontogenetischer Untersuchungen an Selachiern, insbesondere von BRAUS (1899, vgl. speciell pag. 576 f.). — RABL (1901) ignorirt diese Arbeit von BRAUS vollständig, dokumentirt sich aber, selbst in der Form, als der getreue Anhänger der DOHRN'schen Kritik und führt eine noch sicherere und schärfere, wenngleich nur aus Behauptungen bestehende, Sprache gegen GEGENBAUR. Wie schon oben mitgetheilt, schlägt nach ihm die von GEGENBAUR und seiner Schule vertretene Tendenz den Thatsachen ins Gesicht (pag. 475), die Thatsachen der metamerischen Anlage und des metamerischen Baues der paarigen Flossen, sowie der Anlage des Basipterygiums hätten der GEGENBAUR'schen Hypothese jeden Boden entzogen (pag. 475, 523), die Ableitung der pentadaktylen Extremität vom Archipterygium sei zum Glaubensartikel und zur Schulmeinung herabgesunken (pag. 499), GEGENBAUR häufe Hypothesen auf Hypothesen und Fehler auf Fehler etc. etc. (bezüglich des genaueren Wortlautes verweise ich auf die obige Wiedergabe pag. 145 f. und pag. 149—159).

¹ DOHRN ist hier auszunehmen. Er macht (1901, pag. 217 f.) kurze vorläufige Angaben über die Entwicklung des M. trapezius, den er bereits seit 1874 keune und dessen Entwicklungsgeschichte, die er an Haien und Rochen, auch an Heptanchus bearbeitet habe, ihm durchaus bekannt sei. Seine Befunde, von denen ich mir bei der Kürze seiner jetzigen Mittheilungen kein richtiges Bild entwerfen kann, seien den von GEGENBAUR und mir geäußerten Anschauungen nicht günstig, meine Gründe »ebenso unrichtig und phylogenetisch werthlos, wie die ganze Archipterygiumtheorie«. Zugleich stellt er die ausführliche Veröffentlichung seiner bezüglichen Untersuchungen in Aussicht. — Als ich 1897 bei dem Stande unserer damaligen Kenntnis erwähnte (pag. 723, Anm. 1), dass die Mm. trapezius und interscapularis von den Anhängern der Seitenfaltentheorie todtesgeschwiegen würden, hatte ich natürlich keine Ahnung von DOHRN's stiller eingehender Arbeit an ersterem Muskel, von der er uns jetzt Kunde giebt; andernfalls würde ich dieselbe gewiss erwähnt haben. Über die Unrichtigkeit und Werthlosigkeit meiner Gründe werde ich erst durch das Erscheinen von DOHRN's ausführlicher Veröffentlichung genauere Kenntnis bekommen; wenn sie nur so unrichtig und werthlos wie die ganze Archipterygiumtheorie sind, so kann ich recht zufrieden sein.

flossen und ihrer ursprünglichen Zugehörigkeit zum Rumpfe ist für DOHRN und RABL in der metameren Anlage des Muskels desselben gegeben. Weil die Muskeln der Flossen spinalen Metameren entstammen, muss es auch deren Skelet sein. Mit dieser Begründung (s. oben pag. 174 Anm. 1) hoffte DOHRN schon 1884 die GEGENBAUR'sche Theorie für immer beseitigt zu haben. Dass z. B. das Kiemenskelet, dessen Zugehörigkeit zum Kopfskelet wohl auch von DOHRN und RABL nicht bezweifelt wird, mit zahlreichen Spinalmuskeln verbunden ist, ja, dass das Zungenbein der höheren Wirbelthiere ganz überwiegend in die spinale Muskulatur eingebettet ist, das wird von RABL ignoriert, auch nachdem es von Anhängern der GEGENBAUR'schen Schule angeführt wurde.

RABL geht 1901 hinsichtlich der Abhängigkeit des Skeletes von den Muskeln noch schärfer vor als DOHRN. Als berufener Vertreter der physiologisch-entwicklungsgeschichtlichen Methode in der Forschung erklärt er, dass die Muskeln sich das Skelet — es handelt sich hier um die Entstehung des Knorpelskelets der paarigen Flossen unter dem Einfluss der Muskeln — aufbauen und dass dieses daher nur aus den Beziehungen zu jenen verstanden werden könne (Verh. der Anat. Gesellsch. in Kiel 1898, pag. 179). Das ist eine Bemerkung von großer Tragweite; er vergisst aber die Beweise für dieselbe mitzuthemen oder sie überhaupt nur wahrscheinlich zu machen. *Αὐτὸς ἔφα.* GEGENBAUR, der auf diesem Gebiete gegen 25 Jahre länger als RABL — freilich nicht mit der gleichen ausgezeichneten Methode wie dieser — gearbeitet hat, kann etwa um dieselbe Zeit (1898, pag. 588) nur angeben, dass ungewiss sei, woher im thierischen Körper die Knorpel-elemente stammen.

Dass die Muskulatur, wenn einmal die Elemente des Knorpel- oder Knochengewebes da sind, einen sehr wesentlichen umgestaltenden Einfluss auf dieselben besitzt und aus bescheidenen Anfängen unter Umständen große und complicirte Gebilde aus ihnen heraus differenzieren kann, ist eine alte Wahrheit, die natürlich auch von der GEGENBAUR'schen Schule vertreten wird (s. oben pag. 171). Daraus ist jedoch nicht der Schluss zu ziehen, dass das Skelet der Muskulatur seinen ersten Aufbau verdankt; wissen wir doch z. B. vom Knochenskelet, wie sehr es auch durch die Einwirkung der Muskeln umgebildet werden kann, dass sein Entstehungsherd sich fern vom Gebiete derselben befindet. Aber die Muskulatur ist bei jenen Differenzirungen und funktionellen Anpassungen des Skeletes, um deren speciellere Begründung sich be-

kanntlich Roux und seine Anhänger sehr verdient gemacht haben, keineswegs der einzige Faktor, und auch an den paarigen Flossen ist gezeigt worden, dass hier, wie auch anderswo, erhebliche Theile derselben ohne jeden Verband mit der Muskulatur oder ohne jede direkte Einwirkung derselben unter dem funktionellen Einfluss der Außenwelt und sonstiger Korrelationen eine ansehnliche Weiterentwicklung eingehen (vgl. u. A. auch SEMON 1898 und BRAUS 1898, 1899, 1900).

Bereits oben (pag. 166 f.) wurde erwähnt, in welcher Weise RABL strenge genetische Relationen zwischen der metameren Muskulatur und dem Skelete der paarigen Flossen annahm und zur Aufstellung einer Formel gelangte, deren junges Leben freilich bald endete. Dass er in Folge einer fundamentalen Lücke in seinen Beobachtungen eine Metamerie des paarigen Flossenskeletes behauptete, wo er — gerade im Rahmen seines allerdings unbewiesenen und unrichtigen Principes — eine Pseudometamerie resp. Polymerie der Radien hätte statuieren müssen, wurde dort auch erwähnt (pag. 168). Die jetzt von ihm anerkannte Vervollständigung und Rektificirung seiner Beobachtungen durch MOLLIER und BRAUS veranlasst ihn zugleich (1901, pag. 535 f.), die nicht segmentirte Anlage des Basipterygiums, vorsichtiger Weise mit einem »vielleicht«, auf jene von den beiden genannten Autoren nachgewiesenen Anastomosenbildungen der Muskulatur zurückzuführen. Damit versucht er zugleich eine theilweise Erklärung für die einheitliche Anlage des Flossenskeletes¹, die aber sehr hinkt² und durch die bisherigen ontogenetischen Beobachtungen (welche nur die Verflechtung der ursprünglich diskreten metameren Muskelknospen zu den polyneuren Mm. radiales genau und deutlich

¹ Bekanntlich von BALFOUR (1878) zuerst nachgewiesen und — gegenüber den Behauptungen seiner diskreten Anlage der einzelnen Elemente durch DOHRN (1884) und WIEDERSHEIM (1892) — von RABL (1892), MOLLIER (1892—1897), BRAUS (1899) u. A. bestätigt.

² Gerade im Gebiete des Basipterygiums sind die räumlichen Beziehungen zwischen Skelet und Muskulatur im Anfange der Entwicklung recht wenig nahe. BRAUS fand bei *Spinax* beide durch einen ziemlich großen Zwischenraum getrennt und eine direkte Einwirkung der Muskulatur auf das Skelet ausgeschlossen. Auch die von MOLLIER (1893, pag. 64, Textfig. 3) mitgetheilten schematischen Figuren und der bezügliche Text zeigen bei der Bauchflosse von *Torpedo* zur Zeit der ersten Skeletanlage eine Distanz zwischen dem Basipterygium und den sekundären Muskelknospen (*A* und erst später eine Annäherung der Muskeln an das zuvor ausgebildete Basipterygium (*B*) bis zur schließlichen Verbindung beider *C, D*). — Sollte RABL vielleicht eine skeletaufbauende Wirkung der Muskeln in distans annehmen?

zeigen, nirgends aber die leiseste Andeutung eines Zusammenfließens und Vermengens ursprünglich diskreter metamerer Skeletelemente (offenbaren) nicht die geringste Stütze findet.

Die besten ontogenetischen Beobachtungen zeigen uns, dass das Gürtelskelet und das Flossenskelet mit allen seinen Radialen zuerst als ein einheitliches, kontinuierliches, nicht gegliedertes Gebilde auftritt. Die Radialen sind die Ausläufer der basalen Region des Flossenskeletes etwa so wie die Zinken eines Kammes, und eben so, wie ein solcher Kamm mit seinen Zinken oberflächlich betrachtet wie ein metameres Gebilde aussieht, aber aus einem Materialstück fabricirt ist, so verhält es sich mit der Anlage des Flossenskeletes, dessen Radialen außerdem noch entweder in anfänglicher Diskordanz mit der Muskulatur sich befinden oder — wenn Konkordanz mit derselben gleich beim ersten Auftreten beobachtet wurde — doch von Anfang an nicht zu metameren, sondern zu polyneuren, pseudometameren Muskeln in Beziehung stehen.

Dass das Gürtelskelet sich in Kontinuität mit dem Flossenskelet anlegt, wird jetzt wohl von der überwiegenden Mehrzahl der Ontogenetiker als sichere Thatsache angenommen¹. Dies entspricht der ursprünglichen Angabe BALFOUR's. Eine gewisse Differenz besteht hierbei hinsichtlich der Haie und Rochen. Bei den ersteren konnte das Hervorsprossen und das allmähliche Wachsthum des relativ² kleineren Brustflossenskeletes von dem relativ größeren Schultergürtel aus beobachtet werden (BALFOUR, 1878, 1881; neuerdings von E. RUGE, 1902, pag. 8 f. Taf. I genau dargestellt); bei den letzteren legte sich das relativ größere Brustflossenskelet von Anfang an in größerer (aber nicht ganzer) Ausdehnung an, während der relativ kleinere Schultergürtel gegen dasselbe zurücktrat (WIEDERSHEIM, 1892, namentlich aber MOLLIER, 1893). Auf Grund der verschiedenen Größenverhältnisse wurde dann bei der sekundären Sonderung von Schultergürtel- und Brustflossen-Skelet gesagt, dass sich bei den Haien das letztere von ersterem, bei den Rochen das erstere von letzterem abgliedere. In dem einen wie dem anderen Falle ist jedenfalls die kontinuierliche Anlage des gesammten Skeletes (Gürtel

¹ SALENSKY (1899) tritt, entgegen MOLLIER's Angaben beim Stör, neuerdings wieder für eine gesonderte Anlage des Gürtelskeletes und Flossenskeletes beim Sterlet ein. Dies bedarf der Nachuntersuchung.

² Das »relativ« bezieht sich auf den Vergleich der Größe der betreffenden Skelettheile bei Haien und bei Rochen.

und Flosse) der vorderen oder hinteren paarigen Extremität in allen ihren später gesonderten Theilen eine gesicherte ontogenetische Beobachtung, und BALFOUR, MOLLIER und andere Seitenfaltentheoretiker ziehen gerade so wie GEGENBAUR und seine Schule daraus den Schluss, dass Schultergürtel und Brustflosse und eben so Beckengürtel und Bauchflosse sich aus einer einheitlichen Bildung entwickelt haben, — nur bezüglich des ursprünglichen Ausganges dieser einheitlichen Bildung besteht zwischen den beiden Richtungen eine, allerdings fundamentale und unüberbrückbare Differenz.

RABL hüllt sich bezüglich der ontogenetischen Entstehung des Schultergürtels sowohl 1892 B wie 1901 in Schweigen, giebt aber 1892 B (pag. 137) an, dass es richtig sein möge, dass der Schultergürtel aus einem Kiemenbogen entstanden sei, an welchem dann die Brustflosse sekundär einen Anschluss gefunden habe. Ähnliches hatte DOHRN schon früher behauptet (1884, pag. 81), wobei er seine — allerdings irrige — Beobachtung von der getrennten Anlage des Schultergürtels und des Brustflossenskeletes wenigstens logisch richtig verwerthete. Für RABL dagegen kann auf Grund der inzwischen weiter geförderten ontogenetischen Untersuchungen wohl kaum ein Zweifel über die kontinuierliche embryonale Anlage beider bestehen¹; nichtsdestoweniger hält er für möglich, dass beide, nach ihm aus ganz verschiedenen Quellen stammende Gebilde, sich phylogenetisch erst sekundär zusammenfanden. Oder tritt er doch, ähnlich SALENSKY, für die gesonderte ontogenetische Entstehung von Schultergürtel und von Brustflossenskelet ein? Die ontogenetische Anlage des Brustflossenskeletes hingegen wird von ihm ausdrücklich als eine kontinuierliche bezeichnet; aber dieser (von ihm durch die eigene Untersuchung erprobten) Thatsache zum Trotze betont er, dass es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen kann, dass das Flossenskelet eine metamerische Anlage habe (1901, pag. 475). Mit demselben Rechte könnte Jemand einem Kammacher einreden wollen, dass der von diesem aus einem Stücke gemachte Kamm trotz alledem nicht aus einem Stücke, sondern aus einzelnen Stücken, also durch Verbindung der einzelnen Zinken mit dem basalen Stücke verfertigt worden sei. JAEKEL (1894), GEGENBAUR (1894), SEMON (1898) und BRAUS (1899) haben bereits zur Genüge darauf hingewiesen, dass

¹ Dass er für die kontinuierliche Anlage von Beckengürtel und Bauchflosse direkt eintritt, zeigt die weitere Bemerkung (1892 B, pag. 137): »Dagegen würde auch die ausgiebigste Anwendung einogenetischer Principien nicht genügen, um etwas Ähnliches für den Beckengürtel und die freie Extremität zu erweisen.«

die hier von RABL (1892 B), sowie von BALFOUR und MOLLIER gegebene Deutung eine ganz willkürliche und dem thatsächlichen ontogenetischen Verhalten geradezu entgegengesetzte, mit anderen Worten eine durch nichts berechnigte cänogenetische Deutung ist. RABL ignorirt dies Alles jetzt vollkommen. Er erklärt 1900 (pag. 258) peremptorisch, dass es nie und nirgends eine Fälschung der phylogenetischen Urkunde gegeben habe, und 1901 begeht er selbst im Wiederholungsfalle die gleiche cänogenetische Fälschung. Der GEGENBAUR'schen Schule aber, die in dem vorliegenden Falle genau den ontogenetischen Befunden entsprechend und mit Ausschluss jeder Cänogenese ihre phylogenetischen Schlüsse betreffs des Skeletes der paarigen Flossen gezogen hat¹, wirft er vor (1901, pag. 475, 503, 538*), dass sie in denkbar freier, leichtfertiger und willkürlicher Weise mit dem Begriff der Cänogenese wirtschaftete und, dass ihre Tendenz, die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte für die Archypterygiumtheorie zu verwerthen, den Thatsachen direkt ins Gesicht schlage! Ich erinnere mich nicht, in der Litteratur eine Verdrehung der wirklichen Verhältnisse, die in gleichem Maße den Thatsachen ins Gesicht schlugen, noch gelesen zu haben. Das ist nicht mehr eine logische, sondern eine rabulistische Kampfweise.

Bereits oben (pag. 173 Anm. 1) habe ich angegeben, dass die GEGENBAUR'sche Schule in ihren Arbeiten von der paarigen Haienflosse als der ursprünglicheren ausgeht, während von verschiedenen Vertretern der Seitenfaltentheorie, nicht von allen, der paarigen Rochenflosse die primitivere Stellung zuertheilt wird, und dass ferner von Letzteren behauptet wird, das Basale der Rochenbrustflosse (nach MOLLIER's Auffassung Meta-, Meso- und Propterygium GEGENBAUR's in sich enthaltend) lege sich von Anfang an im Bereiche der ganzen Flossenbasis an (vgl. auch RABL, 1901, pag. 536). Die erstere Annahme der Seitenfaltentheoretiker ist sehr unwahrscheinlich und nicht

¹ Ich hebe ausdrücklich hervor, dass die GEGENBAUR'sche Schule hier ihre phylogenetischen Schlüsse genau nach dem von RABL angegebenen (aber hier von ihm selbst nicht befolgten) Recepte gezogen hat. Damit behaupte ich aber nicht, dass der Befund der getrennten oder der einheitlichen ontogenetischen Anlage eines Organs unter allen Umständen die sichere Gewähr für dessen getrennte oder einheitliche phylogenetische Entstehung giebt. Hier bedarf es in jedem einzelnen Falle einer an die ontogenetische Beobachtung anknüpfenden eingehenden vergleichend-morphologischen und vergleichend-physiologischen Untersuchung, die erst das Palingenetische und Cänogenetische erkennen und scheiden und die Tragweite des ontogenetischen Befundes beurtheilen lehrt.

bewiesen; DOHRN's bekannter Versuch eines Beweises für die ununterbrochene Reihe seiner Parapodien (welcher von den reinen Anhängern der Seitenfaltentheorie für die kontinuierliche Seitenfalte übernommen wurde) durch die zwischen Brust- und Bauchflosse angelegten, später abortirenden Muskelknospen (1884, pag. 70 f.) wurde von GEGENBAUR im Sinne einer Wanderung der Bauchflosse gedeutet (1894, pag. 159 f.; 1898, pag. 671) und fand durch die genaue ontogenetische Untersuchung von BRAUS Widerlegung (1899, pag. 569 f., 603 f.). Die zweite namentlich von RABL wiederholte Angabe (1901, pag. 523, 536) steht trotz der sehr sicheren Erklärung RABL's mit den bisher beobachteten Thatsachen im Widerspruch; gerade MOLLIER's Abbildungen (1893, Taf. III—VI, Fig. 13, 16 und 19) zeigen, dass die Brustflosse von Torpedo in ihrem vorderen Bereiche ähnlich der der Haie auftritt und erst nach und nach durch sekundäre Ausdehnung des propterygialen Abschnittes ihre definitive Rochenform gewinnt (vgl. auch oben Anm. 1 zu pag. 158).

RABL (1901, pag. 537, 538) erblickt aber in der ontogenetischen Thatsache, dass zuerst eine Bildung und Theilung der Muskelknospen und erst danach eine Entstehung des Skeletes erfolge, einen direkten Gegenbeweis gegen die GEGENBAUR'sche Annahme, dass das paarige Flossenskelet von dem Kiemenskelet nach hinten wandere und sekundär mit Spinalmuskeln versehen werde. Wenn das Skelet so alt sei, müsse es doch auch ontogenetisch zuerst und vor den Muskeln auftreten. Die Antwort auf diesen Einwand findet sich bereits bei GEGENBAUR (1894, pag. 139 f.); sie wird aber von RABL entweder nicht verstanden oder nicht anerkannt¹. Ich kann den Leser nur wiederholt auf die Lektüre von GEGENBAUR verweisen. Die Muskelknospen sind noch keine Muskeln, sondern rein ontogenetische Vorbereitungszustände zu solchen; man kann doch unmöglich vom Flossenskelete, das phylogenetisch erst unter der aktiven Mitwirkung der ausgebildeten Radialmuskeln zu seiner spezifischen höheren Umgestaltung gelangte, verlangen, dass es nun vor der ontogenetischen Ausbildung dieser Muskeln auftreten solle. Sobald dieselben in der Ontogenese muskulös in Erscheinung treten, kommt es auch zur Entstehung; Phylogenese deckt sich mit Ontogenese². Der Schul-

¹ Über die daran geknüpfte Logik RABL's habe ich mich schon oben (pag. 158 Anm. 2) geäußert.

² Die Muskeln heben sich bei den niederen Wirbelthieren in ihren frühesten epithelartigen Anlagen gegen das umgehende mesenchymatische Gewebe deutlich hervor, während eine solche Abgrenzung des Skeletes erst in einem späteren

tergürtel aber, mit dem nach GEGENBAUR auch das Flossenskelet verbunden ist, zeigt sich in der Ontogenese bei Haien bereits als ein recht ansehnliches vorknorpeliges Gebilde, ehe noch die Radialmuskeln der Flosse ausgebildet sind¹. Und RUGE's Untersuchungen (1902) haben weiter gezeigt, dass von diesem Schultergürtel, zuerst in Gestalt eines kurzen Stummels, danach in der Form der mehr und mehr sich ausbreitenden Flossenanlage, das Skelet derselben *in continuo* auswächst². Wie auch dieses Auswachsen vor sich gehen möge, ob in Gestalt einer von hier aus »fortschreitenden Differenzierung der Mesoblastzellen *in situ*« oder durch »ein Vordringen durch sich neu bildende, aus den schon vorhandenen Skeletzellen hervorgehende, an diese sich gleichmäßig ansetzende Zellgenerationen«³, — jedenfalls wurde kein histogenetischer Unterschied in der Verlängerung des Schultergürtels an seinem ventralen und dorsalen Ende und im Wachsthum der von ihm kontinuierlich aussprossenden Extremität beobachtet². Dieselbe verhält sich im Anfang wie ein bloßer Höcker des Schultergürtels und wird erst nach und nach höher und spezifischer herangezüchtet, von dem Schultergürtel abgegliedert und in sich gegliedert. Wenn man eine Homodynamie desselben mit Kiemenbogen zugiebt, so wird man auch das Skelet der Flosse als von einstmaligen Kiemenbogen abkömmlich annehmen müssen.

RABL's thatsächliche Untersuchungen nehmen, wie gesagt, nur auf die Entwicklung des Flossenskeletes, nicht aber auf die des Extremitätengürtels Bedacht. Letztere aber sind auch ontogenetisch die dem ersteren Ausgang gebenden Elemente der gesamten Anlage des paarigen Flossenskeletes. RABL's Untersuchungen gehen somit gar nicht auf die Anfänge der Entwicklung ein, sondern behandeln nur die weitere sekundäre Ausbildung des peripheren Theiles der gesamten Anlage. Und auf dieser Grundlage behauptet RABL, »dass die Thatsache der metamerischen

Entwicklungsstadium desselben, dem sogenannten prochondralen erfolgt. Verbesserten technischen Methoden gelingt es vielleicht, die Vorbereitungen zur Knorpelbildung früher kenntlich zu machen, als das bis jetzt der Fall ist.

¹ Ich verdanke diese einer Untersuchung an *Spinax* entnommene Angabe Prof. BRAUS, vermeide aber, um nicht vorzugreifen, ein weiteres Eingehen in diese Materie.

² Ähnlich beobachtete auch SEMON (1898) bei *Ceratodus* ein Hervorsprossen des Flossenskeletes aus dem Schultergürtel.

³ Vgl. E. RUGE. 1902, pag. 5 und 9. In der hier gegebenen Alternative liegt eine wichtige histogenetische Aufgabe für die weitere Untersuchung vor, auf die jetzt nicht weiter einzugehen ist.

Anlage und des metamerischen Baues der Selachier- und Ganoidenflossen allein genügt, um der Kiemenbogen-Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's jeden Boden zu entziehen«!

4. Rabl's Angaben über die Seitenfalte, ihre Versorgung mit Muskulatur und Skelet und ihre Sonderung in das vordere und hintere Extremitätenpaar.

a. Seitenfalte (Hautflosse.)

Eine besondere Unterstützung der Seitenfaltentheorie finden deren Vertreter in der embryonalen, Brust- und Bauchflossengegend verbindenden Seitenfalte (Ektodermleiste), die bekanntlich BALFOUR (1876, pag. 134 f.) zur Aufstellung der bezüglichen Theorie veranlasste und die auch von DOHRN (1884, pag. 70 f., pag. 78 f.) für seine Parapodientheorie verwerthet wurde. RABL (1892 B, pag. 115 f.) hat das Verdienst der genaueren Untersuchung dieser Seitenfalte bei Haien und Rochen. Er wies nach, dass die der Brust- und der Bauchflosse entsprechenden Seitenfalten (Ektodermleisten) sich gesondert anlegen, bei den Haien gesondert bleiben, bei den Rochen aber erst mit der weiteren Vergrößerung der Flossen in einem späteren Entwicklungsstadium in Verbindung treten. Trotz dieser der Seitenfaltentheorie durchaus ungünstigen Beobachtungen bekannte er sich als Anhänger derselben (1892 B, pag. 135 f.); eben so MOLLIER (1893—1897).

Die Inkonsequenz dieses Verhaltens wurde von den Anhängern der Archipterygiumtheorie (JAEKEL, 1894¹, GEGENBAUR, 1894, 1898, BRAUS, 1898—1900, SEMON, 1898), die gerade RABL's und MOLLIER's Befunde gegen die Seitenfaltentheorie verwertheten und verwerthen mussten, hervorgehoben. BRAUS speciell (1899, pag. 515 f., pag. 593 f.) hat die bezüglichen ontogenetischen Verhältnisse bei verschiedenen Selachiern genau untersucht, die gesonderte Anlage der beiden Flossen bestätigt, dabei aber zugleich gefunden, dass in der weiteren Entwicklung hochgradige räumliche Verschiebungen der Flossenanlagen sich finden, dass die Anlagen der Brustflosse und der Bauchflosse gar nicht in der gleichen Fluchtlinie liegen und dass das, was man bei Rochen in gewissen Stadien als zusammenhängende Seitenleiste

¹ So konnte JAEKEL angesichts der von RABL aus seinen Beobachtungen gezogenen Schlussfolgerungen (1892 B, pag. 115 f., 135) mit vollem Rechte sagen, (1894, pag. 24): »Fühlt denn Herr RABL wirklich nicht, dass er gerade das Gegentheil von dem bewiesen hat, was er beweisen sollte?«

beschrieb, ein durchaus sekundäres und unter dem Einflusse der Verschiebung der Flossen wechselndes Gebilde darstellt.

Diese RABL's speciellstes Arbeitsgebiet berührenden Untersuchungen, die wohl auf jeden Leser den sorgfältigsten Eindruck machen, existiren für RABL (1901) nicht; wie bereits angegeben, wird der ganzen ausführlichen Arbeit von BRAUS nicht einmal Erwähnung gethan. RABL's Polemik gipfelt in dem schon oben (pag. 156, 157 Anm. 1 zweiter Abschnitt) angeführten und gewürdigten Witze gegen GEGENBAUR's Arbeit vom Jahre 1879 und giebt nur der Alternative Raum, dass RABL entweder sich um die bezügliche Litteratur seit 1894 wenig gekümmert hat oder dass er sie geflissentlich ignorirt. Hie Rhodus, hie salta! Hier hätte RABL nicht schweigen dürfen, hier hätte er die GEGENBAUR'sche Schule und insbesondere die thatsächlichen Beobachtungen von BRAUS widerlegen müssen!

Obwohl die primordiale zusammenhängende Seitenfalte in Wirklichkeit auch in der Ontogenese nicht existirt, existirt sie doch in RABL's Gehirn, und dieser erlauchte Platz verhilft ihr auch zur phylogenetischen Existenz. In der Arbeit von 1901 wird sie in zwei schematischen Textfiguren (Fig. 18 auf pag. 487 und Fig. 19 auf pag. 495) sowohl für die Fische als auch für die Vorfahren der Dipnoer und Amphibien als breites, ansehnliches Gebilde wiedergegeben! Es ist bekannt, dass bei den auf ihre Ontogenese untersuchten Dipnoern und Amphibien nicht einmal die leiseste ontogenetische Andeutung einer Seitenfalte gefunden wurde. Es liegt somit auch hier eine RABL'sche Cänogenese vor, der sich wohl keine eines anderen Autors nur annähernd an die Seite stellen kann.

GEGENBAUR (1894) hatte sich bekanntlich mit recht guten Gründen gegen die von den Anhängern der Seitenfaltentheorie behauptete phylogenetische Existenz einer einstmals zusammenhängenden paarigen Flosse gewendet und hervorgehoben, dass eine Falte, für deren eventuelle Entstehung sich zunächst kein Causalmoment erkennen lasse, noch keine Flosse sei. »Ob es Jemand einfallen wird, eine Hautfalte für einen Vorläufer der Flosse anzusehen, derart, dass die ganze Flosse einmal eine bloße Hautfalte war, weiß ich nicht, halte es aber bei dem Stande der Dinge nicht für ausgeschlossen, zumal man ja die unpaaren Flossen als aus Hautfalten entstanden betrachtet« (1894, pag. 136).

Jenen von GEGENBAUR vermerkten Standpunkt vertritt jetzt RABL (1901), trotz des Versagens jeder ontogenetischen Parallele einer zu-

sammenhängenden embryonalen Seitenfalte¹. Für ihn beginnt die Phylogenese der paarigen Flossen mit der fingierten kontinuierlichen seitlichen Hautfalte (Flossensaum)², die später mit Muskeln und durch diese mit Skelet versehen wird, und diese Versorgung mit Muskulatur und Skelet führt zugleich, indem sie von dem Ende und Anfange des Flossensaumes Ausgang nimmt, zu der bestimmten Zahl von gerade zwei Flossenpaaren, der Brustflosse und der Bauchflosse.

Diese Anschauungen zu beweisen, entfaltet RABL die Blüthe seines morphologischen und physiologischen Könnens, und zwar in folgender Weise.

b. Entstehung und besondere Bildung der beiden Flossenpaare.

Physiologische Erwägungen über die funktionelle Bedeutung der paarigen und unpaaren Flossen (1901, pag. 485 f.) bilden den Ausgang für RABL's Theorie.

¹ »Da bekanntlich die Welt alt geworden ist und die Sprache der Natur nicht mehr versteht«, führt er zugleich C. E. VON BAER, »dessen Urtheil GEGENBAUR — wenigstens in früheren Jahren — stets gelten ließ«, als Gewährsmann für sich an (1901, pag. 537), indem er den bekannten Passus desselben über die Entwicklung der unpaaren Flossen der Fische (1837, pag. 313) abdruckt. Dazu ist zu bemerken, 1) dass v. BAER hier eine rein ontogenetische, jedes Urtheils oder jeder phylogenetischen Schlussfolgerung sich enthaltende Beschreibung des bezüglichen Entwicklungsganges bei verschiedenen Fischen (z. B. Barsch und Karpfen) giebt, 2) dass kein Mensch, am allerwenigsten GEGENBAUR, die ontogenetische Existenz eines zusammenhängenden unpaaren Hautsaumes (Hautflosse) bezweifelt, 3) dass GEGENBAUR stets die getrennten unpaaren Flossen von der zusammenhängenden unpaaren (diphycerken) Flosse abgeleitet hat, 4) dass — im großen Unterschiede zu den unpaaren Flossen — bei den paarigen Extremitäten die primordiale Existenz eines kontinuierlichen paarigen Hautsaumes (Seitenfalte, seitliche Hautflosse) auch ontogenetisch nicht nachgewiesen worden ist, dass somit die Heranziehung von v. BAER durch RABL — wohl wegen des von RABL gesperrt gedruckten Wortes »Hautflosse«? — RABL's phylogenetischem Luftgebilde eines einstmals bestandenen zusammenhängenden paarigen Flossensaumes nicht den mindesten Untergrund giebt. Will RABL damit beweisen, dass er gegenüber der alt gewordenen Welt jung geblieben sei und desshalb die Sprache der Natur besser als Andere verstehe, so werde ich zu einer solchen Selbsteinschätzung nichts bemerken.

² THACHER (1877) hatte bekanntlich für die Ableitung der paarigen Flossen von einer zusammenhängenden Lateralfalte auch die Lateralfalten des Amphioxus herangezogen, und dieser Anschauung ist neuerdings auch durch von VAN WIJHE (1901) Unterstützung geworden. RABL spricht sich bestimmt gegen diese Ableitung aus (1901, pag. 545).

Anknüpfend an die Beobachtungen und Experimente von STRASSER (1882), P. MAYER (1885) und A. GÜNTHER (1886) über die Ortsbewegung der Fische und über die Funktion der unpaaren und paarigen Flossen derselben, kommt er zu dem Schlusse, dass die unpaaren Flossen als propulsatorische Organe im Dienste der Fortbewegung stehen, während die paarigen Flossen nur in sehr beschränktem Sinne als Bewegungsorgane bezeichnet werden dürfen, vielmehr in erster Linie Organe zur Erhaltung des Gleichgewichtes vorstellen. Mit dieser summarischen Behauptung tritt er z. Th. in Widerspruch zu den genauen und eingehenden Untersuchungen seiner Gewährsmänner und zeigt sich gerade nicht als Förderer dieser physiologischen Frage; seine Angaben nehmen sich wie ein schlechter und ungenauer Auszug der genannten Arbeiten aus. Es ist bekannt, dass einerseits bei zahlreichen Fischen mit gänzlich reducirten paarigen Flossen (z. B. vielen aalartigen) die unpaaren die keineswegs gänzlich überflüssig gewordene Gleichgewichtsfunktion ausüben und dass andererseits bei den Rochen, d. h. denjenigen Fischen, welche nach RABL in der Entwicklung ihrer Flossen primitivere Verhältnisse als die Haie bewahrt haben (1892 B, pag. 136) und für die ausgesprochenen Anhänger der Seitenfaltentheorie geradezu den Ausgang für die Ausbildung der paarigen Extremitäten bilden, die Ortsbewegung vorwiegend oder fast ausschließlich von den breiten und erweiterten Brustflossen vermittelt und geregelt wird (cf. GÜNTHER, 1886, pag. 29, 30; JAEKEL, 1894, pag. 44 f.)¹.

Nehmen wir aber einmal an, wenn auch im Streit mit den That-sachen, dass RABL's Behauptungen gelten mögen, und verfolgen wir seine weiteren Auseinandersetzungen (pag. 486 f.).

Die unpaaren Flossen sind, was sich mit den von den meisten Morphologen angenommenen Anschauungen deckt, aus der zusammenhängenden Medianflosse (medianer Flossensaum), die paarigen auf Grund der Seitenfaltentheorie aus den Lateralfalten (seitlichen Flossensäumen) hervorgegangen; demnach wird für die Funktion der beiderlei

¹ Hierbei sei namentlich auf diejenigen Rochen (Myliobatiden, Hypnos, Pteroplatea) hingewiesen, deren Schwanz, dieses sonst kräftigste Propulsationsorgan der Fische und schwimmenden Amphibien, zu einem ganz dünnen peitschenförmigen Anhang umgewandelt oder ganz verkürzt ist. Wie schon BRAUS (1898, pag. 378) hervorhebt, verglich MAREY (1893, pag. 80) die Bewegungen der Rochen-Brustflosse in ihren einzelnen Phasen mit denen des Vogelflügels; die auf pag. 79 abgebildeten Phasen illustriren deutlich die propulsatorische Befähigung.

Flossensäume das Gleiche wie für die der entsprechenden Flossen gelten. Die seitlichen Flossensäume werden (nach RABL) eine Art Fallschirm vorgestellt haben, zunächst ohne aktive Bewegung, dann aber zur Sicherung ihrer Funktion mit einer sich in sie hineinbildenden Muskulatur. Hierbei »brauchten die Flossensäume durchaus nicht mit einem Schlage in ihrer ganzen Länge ‚muskularisirt‘ zu werden, sondern es genügte vollkommen, wenn sich eine solche Muskulatur zunächst nur in der Nähe des vorderen und hinteren Endes der Säume bildete. Von hier aus schritt dann die Ausbildung der Muskulatur weiter: also vom Vorderende nach hinten und vom Hinterende nach vorn«. Waren dann die beiden Enden des Saumes durch diese Muskeln und die zwischen ihnen entstandenen Flossenstrahlen hinlänglich gestützt und für sich allein im Stande, die Funktion des ganzen Flossensaumes zu übernehmen und besser zu versehen, so konnte es zum Schwunde der Mitte des Saumes kommen, während sein vorderer und hinterer Theil als Brustflosse und Bauchflosse bestehen blieben und sich allmählich noch mehr vervollkommneten. So wird es nach RABL auch verständlich, dass gerade zwei Flossenpaare, ein vorderes und ein hinteres, entstanden und dass diese beiden in der Folge und der Ausbildung ihrer Skelettheile ein umgekehrtes Verhalten zu einander zeigen.

Für die letztere Angabe versucht RABL den morphologischen Untergrund zu geben. Zu diesem Zwecke wird das Skelet der paarigen Flossen der Polyodontiden, Acipenseriden, Holocephalen und Squaliden eingehender besprochen (pag. 477—485), während gerade die von den Seitenfaltentheoretikern zumeist als Ausgang angesehenen Rajiden von ihm unerwähnt bleiben.

RABL knüpft hierbei an die von A. SCHNEIDER (1886) zuerst erkannte und seitdem von vielen Autoren (namentlich HATSCHKE, 1889; SEMON, 1898; BRAUS, 1900) nach Bau und Funktion besprochene Inversion der Brust- und Bauchflossen der Dipnoer an und behauptet für die zuvor angegebenen Knorpelfische eine ähnliche Gegensätzlichkeit: an der Brustflosse derselben sei die hintere, an der Bauchflosse die vordere Hälfte des Flossenskeletes höher differenzirt und weiter ausgebildet, und damit träten die paarigen Flossen zugleich in einen merkwürdigen Gegensatz zu den unpaaren, bei denen immer der vordere Theil die höhere Ausbildung zeige. Für den specielleren Nachweis dieser Verschiedenheit hält er sich durchwegs an selbst untersuchte Objekte und sieht von den von anderen Autoren beschriebenen Flossen, die ein abweichendes Verhalten zeigen,

ab (pag. 543)¹. Diese bündige Erklärung, zu der sich mancherlei bemerken ließe, hindert ihn aber nicht, für *Heptanchus* und *Callorhynchus* die Befunde von MIVART (1878) unter Verweis auf denselben zu benutzen und dessen Abbildungen der Brust- und Bauchflossen dieser beiden Elasmobranchier zu reproduciren (pag. 482). Dabei widerfährt es ihm, dass er bei der Wiedergabe des MIVART'schen Brustflossenbildes von *Callorhynchus* (MIVART: Fig. 3 auf Pl. LXXIX, RABL: Fig. 14 auf pag. 482) an sechs von den hinteren Radien die Grenzen zwischen deren Gliedern weglässt². Diese Ungenauigkeit wiegt indessen nicht schwer, da überhaupt seine Beurtheilung primitiverer Zustände und höherer Differenzirungen im Flossenskelete und seiner Auswahl der Flossenformen zum mindesten sehr angreifbar erscheint³. Ich halte den von RABL behaupteten

¹ Vergleiche pag. 543, Anm. 14: »Die von v. DAVIDOFF und THACHER untersuchten Flossen zeigten ein etwas anderes Verhalten. Ich bemerke, dass ich mich bei der Beschreibung durchwegs an Objekte halte, die ich selbst untersucht habe« (laut Anm. 9 auf pag. 542 benutzte RABL theils in Wien für ihn präparirte, theils von der Naturalienhandlung von O. FRITSCH in Prag erworbene Präparate für seine Untersuchung. Bei aller Achtung vor den Präparatoren der genannten Naturalienhandlung dürfte wohl die eigene Präparation des immerhin subtilen Knorpelskelets vorzuziehen sein, namentlich für einen Mann, der sonst so viel Werth auf das eigene Präparat legt). Ferner pag. 543, Anm. 15: »Ich kann meine Beobachtungen mit denen v. DAVIDOFF's nicht in Einklang bringen, selbst wenn ich eine weitgehende Variabilität des Verhaltens zugebe.« (So große Abweichungen fordern doch gerade zu einer besonderen Berücksichtigung der anderweitigen Präparate heraus, namentlich, wo es sich um einen Autor handelt, der wie v. DAVIDOFF auf diesen Gebiete Namen hat.)

² Eine ungetreue Reproduktion von Abbildungen passirt RABL hier nicht zum ersten Male. Bekanntlich hat bereits 1898 auf dem Anatomenkongresse in Kiel (Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1898, pag. 32 f.) VAN WIJHE gegen die unrichtige Wiedergabe seiner Figur (1889) durch RABL (1896) Verwahrung eingelegt und RABL hat damals erklärt (1898, pag. 36), dass er seine veränderte Kopie der VAN WIJHE'schen Figur doch nur gebracht habe, »um den Beobachtungsfehler VAN WIJHE's zu erklären und zu entschuldigen«. VAN WIJHE hat das nicht anerkannt. Ich weiß nicht, ob die gleichen edelmüthigen Sentimentos in der Wiedergabe der MIVART'schen Figur gewaltet haben, oder ob eine bloße von RABL nicht genügend kontrollirte Nachlässigkeit des Zeichners hier vorliegt; — Treue und Korrektheit ist wohl vorzuziehen.

³ Als Zeichen einer höheren Differenzirung betrachtet RABL (pag. 479 f.) die größere Komplikation und die Vergrößerung, Verbreiterung und Verschmelzung der Radien, sowie die unregelmäßige Durcheinanderschiebung der Stücke, womit man im Großen und Ganzen übereinstimmen kann, dann aber auch die Abnahme der Radien an Breite (pag. 483; womit er nicht allein mit der Ontogenese, sondern auch mit seiner eigenen Beurtheilung der großen und breiten Stücke in arge Kollision kommt. So werden die großen, breiten und

Gegensatz im Skeletbau der Brustflosse und Bauchflosse der Elasmobranchier und Knorpelganoiden für unvereinbar mit den wirklichen Verhältnissen und finde an beiden Flossen gleichermaßen eine höhere Ausbildung der mehr vorderen und mittleren Theile derselben.

Eben so wenig vermag ich seine Parallele im Verhalten der paarigen Flossen der Dipnoer und der Knorpelfische anzuerkennen. Hier werden grundsätzlich verschiedene und ganz unvergleichbare Dinge von ihm in Vergleichung gebracht¹.

Nehmen wir aber einmal — also wieder im Gegensatze zu den wirklichen Thatbeständen — an, dass RABL der Nachweis für seine Behauptung der höheren Ausbildung des hinteren Theiles der Brustflosse (im Gegensatze zu der höheren Entfaltung der vorderen der

manchmal geradezu unförmlich plumpen Platten im vorderen Bereiche der Brustflosse der Notidaniden als Zeugnisse niederer Differenzirung, die entsprechend großen Stücke an der Beckenflosse der Störe dagegen als Kennzeichen der höheren Entwicklung beurtheilt; durch einander geschobene Skeletstücke finden sich am vorderen und am hinteren Rande, an der Brustflosse der Haie aber überwiegend im vorderen Bereiche, der nach RABL die primitiveren Verhältnisse aufweisen soll. Bei den, von RABL freilich völlig übergangenen, Rochen kann nicht der mindeste Zweifel bestehen, dass hier der vordere und mittlere Theil der Brustflosse gegenüber dem hinteren alle Kennzeichen einer höheren Differenzirung aufweist. Wer nach Anblick der Brustflossen von *Heptranchus*, *Pristiurus*, *Crossorhinus*, *Cladoselache*, *Cestracion*, *Rhina*, *Torpedo*, *Hypnos*, *Raja*, *Myliobatis* etc. noch der höheren Ausbildung des hinteren Theiles derselben das Wort reden kann, dem ist nicht zu rathen und zu helfen (außer den von RABL mitgetheilten Abbildungen verweise ich auch auf diejenigen von GEGENBAUR 1865, MIVART 1878, HASWELL 1884, HOWES 1890 und DEAN 1896). — Auch ontogenetisch beginnt nach RUGE's Untersuchung an der Brustflosse von *Spinax* (1902, pag. 10 f.) die erste Ausbildung und die spätere Verknorpelung der Radien nicht am caudalen Ende, sondern in der Mitte der Flosse.

¹ Dass es sich bei den Dipnoern um eine ungleichwerthige Achsendrehung der vorderen und hinteren Extremität mit dadurch bedingter verschiedener Rotationsstellung, also um etwas durchaus Anderes als die Verhältnisse der Brust- und Bauchflosse der Selachier und Knorpelganoiden handelt, ist von SEMON (1898) und BRAUS (1900) zur Genüge dargethan und bewiesen. Wenn RABL (1901, pag. 479 und pag. 542) hier von zum Theil sehr kühnen Erklärungsversuchen spricht, auf die er nicht weiter eingehen wolle, und bei der Beurtheilung der BRAUS'schen Untersuchungen und Bezeichnungen sagt: »Um diese Bezeichnungen zu rechtfertigen, muss man die Flossen vorher verrenken«, so beweist er damit nur, dass er noch nie einen *Ceratodus* in gründlicher Weise auf diese Vorhältnisse untersucht und dass er sich so gut wie nicht mit vergleichender Gelenklehre (die bei Anamniern und Amnioten solche verdrehten Stellungen kennen lehrt) beschäftigt hat. Möge er seine absprechenden Behauptungen beweisen! Auf die Sache nicht weiter eingehen zu wollen, ist leicht gesagt und recht billig.

Bauchflosse) geglückt wäre, und vergleichen wir damit die von ihm darauf gegründete Schlussfolgerung. Diese besagt (pag. 486 f.), dass die Stützung und höhere Ausbildung der Brustflosse am Vorderende, die der Bauchflosse aber am hinteren Ende beginnt, und dementsprechend ist auch auf der beigegebenen schematischen Abbildung (Textfig. 18, pag. 487) gerade der vordere Theil der Brustflosse und gerade der hintere Theil der Bauchflosse als der kräftiger, länger und höher differenzirte mit unverkennbarer Deutlichkeit wiedergegeben! Nachdem sich also RABL zuvor im Detail bemüht hat, den hinteren Theil der Brustflosse und den vorderen der Bauchflosse als die höher differenzirten nachzuweisen, wird aus diesen Prämissen von demselben Autor wieder gerade das diametrale Gegentheil gefolgert. Ich gestehe rückhaltlos ein, dass meine gewöhnliche Physiologie und Logik nicht ausreicht, diese Sublimitäten RABL'scher Logik und Physiologie zu begreifen.

Aber der ontogenetische Beweis für die RABL'sche Hypothese! Wenn auch der Nachweis in der Skeletstruktur der Brust- und Bauchflossen und in der Ontogenese der Brustflosse (von Spinax) verunglückte, vielleicht bilden sich wenigstens die Muskelknospen, nach RABL die Aufbauer der Skeletradien, in einer zeitlichen Folge, welche der von RABL angenommenen inversen Bildung beider Flossen günstig ist. Auch dieser Beweis ist noch zu erbringen. Bis jetzt weiß man nur, und es ist u. A. gerade RABL, dem wir diese Kenntnis verdanken, dass die Bildung der Muskelknospen für die paarigen wie unpaaren Flossen stets vorn beginnt und ganz regelmäßig nach hinten fortschreitet (RABL, 1892 B, pag. 117, 118). RABL's eigene diesbezügliche ontogenetische Beobachtungen belegen also gerade das Gegentheil von RABL's morphologischer Auffassung der Brustflosse und von seiner Behauptung bezüglich der Phylogenese der Bauchflosse. Von einer früheren Entstehung der Knospen am hinteren Ende der Bauchflosse ist mir wenigstens bisher nichts bekannt geworden. — Dazu kommen die bereits oben (Ende von Anm. 3 zu pag. 187, 188) angeführten ontogenetischen Beobachtungen E. RUGE's am Brustflossenskelet von Spinax, nach welchen die erste Differenzirung und spätere Verknorpelung der Radien hier nicht am hinteren Ende, sondern in der Mitte der Flosse beginnt.

Mit Genugthuung behauptet RABL, dass seine Hypothese auch die große Variabilität in der Zahl der unpaaren Flossen und die Fixirung und Beschränkung der Zahl der paarigen Flossen und der paarigen Extremitäten der gnathostomen Wirbel-

thiere überhaupt auf ein vorderes und hinteres Paar physiologisch erkläre und unserem Verständnis näher bringe (pag. 488). Diese Frage der Zweizahl der paarigen Flossen sei bisher nur ganz vereinzelt aufgeworfen worden (MIVART, 1878; DAVIDOFF, 1879); GEGENBAUR habe sie nie auch nur mit einem Worte gestreift, und eigenthümlicher Weise sei auch in keiner Arbeit eines Anhängers der Seitenfaltentheorie davon mehr die Rede (pag. 541).

Auch hier ist es mir unmöglich, RABL zu folgen oder überhaupt nur in der Theorie und ganz allgemein das Zwingende seiner Behauptungen anzuerkennen. Für einen kurzen Flossensaum würde eine Unterstützung an seinem vorderen und hinteren Ende genügen; für einen längeren dürfte es dagegen zweckmäßiger sein, wenn zu der Kräftigung am Anfang und am Ende noch intermediäre zwischen beiden hinzutreten. Bei den Hautsäumen von Flugthieren sehen wir bald bloß zweifache, bald mehrfache Unterstützungen (Chiroptera) durch das Skelet. Wenn ich auch mit dieser Anführung durchaus keinen Beweis für oder wider versuchen will, so muss ich doch mit MIVART und v. DAVIDOFF wiederholen, dass ich auf der abstrakten Grundlage der Lateralfaltenhypothese auch nach RABL's theoretischen Ausführungen nicht verstehe, warum nicht eben so gut mehr als zwei Flossenpaare zur Ausbildung gekommen sein könnten. Nachdem sich aber die Lateralfalte als ein durchaus problematisches, fiktives Gebilde herausgestellt hat und nachdem die genauere Betrachtung der von RABL für seine Hypothese herangebrachten Begründungen dieselben sowohl nach der physiologischen (summarische Scheidung der Funktionen der unpaaren und paarigen Flossen), wie nach der anatomischen (Skeletverhältnisse der Brust- und Bauchflossen) und ontogenetischen Seite (zeitliche Folge in der Entstehung der Muskelknospen und Skeletradien) als ungenügend oder selbst irrig erwiesen hat, nachdem RABL in seinen logischen Folgerungen selbst zu allgemeineren Resultaten gelangte, die seinen specielleren Untersuchungen diametral gegenüberstehen, entfällt für mich vollends jeder Glaube an ihre Lebensfähigkeit.

Natürlich — indessen mit einer gewissen Einschränkung¹ — gilt dies auch für RABL's weitere Darlegungen, welche zu lepidosiren-ähnlichen Vorfahren der Dipnoer und Amphibien führen (pag. 492—496 und Textfig. 19). Hier namentlich frage ich mich verwundert: Wo-

¹ Hinsichtlich dieses siehe weiter unten bei Erwähnung der JAEKEL'schen Hypothese (pag. 191 f.).

zu die Annahme der langen Seitenfalte, für welche die Ontogenese nicht die geringste Andeutung zeigt, für deren einstmalige phylogenetische Existenz in den natürlichen Lebensbedingungen dieser Thiere gar kein Bedürfnis gegeben war und für welche je ein einziger schlanker und biegsamer oder kurzer und pfriemenförmiger Radius am Vorder- und Hinterende doch eine recht mangelhafte Stütze gewährt haben würde? Wäre es unter den hier gegebenen Verhältnissen für RABL nicht viel einfacher und natürlicher gewesen, ganz auf die problematische Lateralfalte zu verzichten und ein einfaches Heraussprossen der beiden pfriemen- oder fadenförmigen, mehr für die Kriechbewegungen auf dem Boden der Gewässer eingerichteten Extremitätenpaare (RABL, 1901, pag. 495) hinter den Kiemen und in der Analgegend anzunehmen?¹ Und warum verlautet auch hier kein Wort vom Schulter- und Beckengürtel, die sich auch hier in Kontinuität mit dem Skelet der freien Extremität anlegen und von denen namentlich der Schultergürtel bei Lepidosiren, Protopterus und vielen urodelen Amphibien erheblich ansehnlicher ist als das Armskelet?

Übrigens ist RABL entweder entgangen, dass sich JAEKEL, bekanntlich ein Anhänger der Archipterygiumtheorie, recht speciell mit der Frage der Zweizahl der Extremitätenpaare bei den Wirbelthieren beschäftigt hat (1896, pag. 112—122), oder er ignorirt die bezügliche Untersuchung (denn auch JAEKEL hatte ihm in seinen Schriften Widersprüche und ungenügend fundirte Folgerungen nachgewiesen, s. oben pag. 156 Anm. 1 und pag. 182 Anm. 1) geflissentlich. JAEKEL's Anschauungen und Folgerungen bewegen sich in der Hauptsache auf einem ganz anderen Boden als die RABL's, indem bei JAEKEL von der Lateralfalte keine Rede ist und indem seine Begründungen nicht an die Fischflossen, deren Zweizahl und gegenseitige Lage² keine

¹ In Parallele zu den von GÜNTHER an Fischen angestellten Versuchen hat RABL auch bei Triton einige Experimente gemacht (1901, pag. 495), indem er hier bald alle, bald die vorderen, bald die hinteren Gliedmaßen, bald diejenigen nur einer Seite entfernte und die Schwimm- und Kriechbewegungen der so verletzten Thiere beobachtete. Als Beweis für die Gleichgewichtsfunktion der paarigen Extremitäten dient ihm, dass schwimmende Tritonen ohne alle Gliedmaßen etwas um ihre Längsachse schwankten, und solche, denen die Extremitäten auf der einen Seite amputirt waren, zur Ruhe gekommen, etwas auf die unverletzte, weil schwerere Seite neigten.

² JAEKEL erinnert sehr richtig an die äußerst wechselnde Lage der Bauchflossen, die bei den Jugulares sogar vor die Brustflossen treten können, ohne dass ihre Funktionirung beeinträchtigt wird.

so gefestigte physiologische Bedeutung hat, sondern an die als Träger des Körpers entwickelten Extremitäten anknüpfen, da hier die Vierzahl der Beine die einfachste Form der Unterstützung des Körpers bildet. In diesem einen Punkte zeigt sich eine ganz allgemeine Ähnlichkeit mit der fünf Jahre später aufgestellten Hypothese RABL's, so weit dieselbe die Vorfahren der Dipnoer und Amphibien betrifft, und auch nur nach der physiologischen Seite hin. Sonst differirt sie in jeder Hinsicht von ihr, namentlich auch darin, dass JAEKEL die paarigen Gliedmaßen mit ihren Gürteln von Kiemenbogen ableitet und sie aus dem Kiemengebiete durch Wanderung an ihre späteren Stätten gelangen lässt. Wenn ich mit der JAEKEL'schen Hypothese auch nicht in jeder Hinsicht übereinstimme, so stehe ich ihr doch im Großen und Ganzen sympathisch gegenüber und zolle ihrem Ausgange wie ihrer verständlichen physiologischen Begründung meine Anerkennung. Sie giebt auch dem Umstande, dass für die Ausbildung der paarigen Extremitäten der Wirbelthiere nur zwei und nicht mehr Kiemenbogen-Derivate verwendet wurden, eine plausiblere Erklärung als der RABL'sche Versuch.

c. Ausgang der Dipnoerflosse und des Chiropterygiums.

Mit der Annahme der lepidosiren-ähnlichen Ausgangsform der paarigen Extremitäten der Vorfahren der Dipnoer und Amphibien ist RABL zugleich am Ende des ersten Abschnittes seiner »Gedanken und Studien« angelangt und wendet sich im zweiten Abschnitte zur Entstehung der pentadaktylen Extremitäten und danach zum Carpus und Tarsus der urodelen Amphibien.

Von der ganz einfachen, faden- oder pfriemenförmigen, lepidosiren-artigen oder kürzeren Extremität der im seichten Wasser lebenden Vorfahren der Dipnoer und Amphibien gingen nach RABL zwei Entwicklungslinien aus. Die eine führte, in dem Maße als die bezüglichen Thiere sich mehr und mehr dem tieferen Wasser anpassten, zu der ein wenig breiteren uniserialen Flosse des *Protopterus amphibius* und weiterhin zu der breiten biserialen Flosse des *Ceratodus*, wobei die Radienreihen durch seitliche Sprossung aus dem ursprünglichen Hauptstrahle entstanden (pag. 493 f.). Die andere Entwicklungslinie führte bei den Nachkommen, welche die Stützfunktionen der Extremitäten und die Kriechbewegungen mehr zur Ausbildung brachten, durch den gleichen Process der Sprossung zur oligodaktylen und dann pentadaktylen Extremität, wie

sie den Amphibien und weiterhin den höheren Wirbelthieren zukommt (pag. 494).

Mit dieser Hypothese — die, was ich sehr gern anerkenne, einige gute und gesunde, wenn auch nicht gerade neue physiologische Grundanschauungen in sich enthält — kommt RABL zu der Annahme einer fundamentalen genetischen Scheidung der paarigen Fischflossen auf der einen und der paarigen Flossen und Gliedmaßen der Dipnoer und Amphibien auf der anderen Seite: die Radian der Fischflossen sind für ihn, wie bereits oben (pag. 174 bis 182) ausführlich erörtert, metamere Gebilde, die der Dipnoer¹ und Amphibien aber sekundäre Sprossungen aus einem ursprünglichen Hauptstrahle. Bestand zwischen ihm und der GEGENBAUR'schen Schule hinsichtlich der Entstehung der ersteren eine absolute Differenz, so bietet seine genetische Auffassung der Dipnoer- und Amphibien-Extremität mit derselben manchen Berührungspunkt dar.

»Gerade die Entwicklungsgeschichte«, hebt er 1901, pag. 494, hervor, »und nur diese hat uns ein Verständnis dieser verschiedenen Flossenformen eröffnet¹.«

MOLLIER, ein auch von RABL nicht beanstandeter ontogenetischer Untersucher, dessen Auffassung der Flosse der Knorpelfische mit der RABL's vollkommen übereinstimmt, war zuerst gerade hinsichtlich der Ceratodusflosse zu Anschauungen gekommen (1893, pag. 99 f.), die diametral von denen RABL's abwichen: er fasste auch die Ceratodusflosse als metamerisches Gebilde auf und ihr Achsenskelet als Verschmelzungsprodukt sämtlicher metamerer Strahlen, so weit dieselben dicht gedrängten parallelen Verlauf bei ihrer Entstehung besitzen. Damit wurde freilich eine noch ärgere Cänogenie als bei Beurtheilung des Fischflossenskeletes angenommen, aber das Verfahren war konsequent².

Die GEGENBAUR'sche Schule, welche doch auch Manches zur genaueren Kenntniss der Ontogenese der Flossen beigetragen hat und welche hinsichtlich der Ceratodusflosse RABL als Grundlage dient, hält auch die Entwicklungsgeschichte hoch und hat in derselben gelesen. Sie hat aber aus deren Thatsachen gelernt, dass in der Genese der paarigen Fischflossen wie der Gliedmaßen der Dipnoer und Amphibien kein wesentlicher Unterschied

¹ Hinsichtlich der Ontogenese der Ceratodusflosse bezieht sich RABL gerade auf SEMON's Untersuchungen (1898).

² Später (1897, pag. 53) hat er seine diesbezügliche Auffassung der Ceratodusflosse aufgegeben und einen Standpunkt eingenommen (s. unten pag. 198), welcher demjenigen RABL's näher steht.

besteht, natürlich in ganz anderem Sinne als MOLLIER (1893) annahm, dass bei sämtlichen Cranioten Gürtel- und Gliedmaßenskelet aus einem einheitlichen Stücke hervorgehen und dass die Radien bei Fischen, Dipnoern und Amphibien in gleicher Weise Sprossungen aus demselben darstellen. Die von RABL angegebene fundamentale Differenz entspricht nicht den natürlichen Verhältnissen, sondern ist lediglich ein Produkt von dessen subjektiver eänogenetischer Auffassung der Fischflosse.

Eben so wenig wie das Skelet geben die Weichtheile der Fischflosse und der Dipnoerflosse irgend welchen Anhalt für die von RABL angegebene Scheidung. Beide werden von aus spinalen Myomeren stammenden Muskeln und von Nerven versorgt, die auch bei den einfachsten (aus einem einzigen basalen Strahl gebildeten) Extremitäten von zwei oder mehr Spinalnerven abstammen und Plexusbildungen mit einander eingehen. Beide haben die gleichen von Hornstrahlen gestützten Flossensäume. Es ist der Naturauslese viel zugemuthet, wenn das Alles als heterogenetische Konvergenzerscheinung aufgefasst wird (1901, pag. 494).

RABL erblickt in dem biserialen Flossentypus des *Ceratodus* ein durch spätere Sprossung aus einem lepidosiren-ähnlichen einfachen Strahle hervorgegangenes sekundäres Gebilde, dem die primitive Bedeutung, die ihm GEGENBAUR zuschreibt, durchaus abgehe. Das in der Hauptsache¹ uniserial und nach seiner Meinung metamer gebaute Flossenskelet der Knorpelfische hält er dagegen für das primitive Skelet und, wie soeben angegeben, für gänzlich heterogen von dem Skelet der Dipnoerflosse. Da ist ihm natürlich die biserial gebaute und der des *Ceratodus* ähnliche Brustflosse der bisher zu den Fischen gerechneten *Xenacanthidae* (*Pleuracanthidae*) recht unbequem. Er beseitigt aber dieses Hindernis, indem er einerseits im Texte seiner Gedanken und Studien (pag. 494) flott erklärt, dass, falls die *Xenacanthiden* und ihre Verwandten wirklich den Selachiern zuzurechnen sein sollten, deren biseriales Archipterygium mit dem des *Ceratodus* genetisch gar nichts zu thun habe², andererseits in der

¹ Genauer betrachtet gehört auch das Brustflossenskelet der Selachier dem biserialen Typus an (vgl. oben Anm. 1 zu pag. 151—153).

² In diesem Falle sei es ganz wohl möglich, dass die Entstehung des biserialen Archipterygiums von *Xenacanthus* so vor sich gegangen sei, dass einige in der Richtung des Basipterygiums liegende Knorpelplatten in die Länge wuchsen, so dass nun ein Theil der Radien an deren mediale Seite zu liegen

dazu gehörenden Anm. 29 (pag. 546), wenn auch in bescheidener Form, an der Zugehörigkeit derselben zu den Selachiern zweifelt und auf große Ähnlichkeiten mit den Dipnoern, vor Allem mit *Ceratodus*, in der Beschaffenheit der Wirbelsäule (Fehlen der Wirbelkörper) und dem Bau der paarigen und unpaaren Flossen hinweist¹. Dabei vergisst er, dass auch bei *Chlamydoselachus* der größere Theil der Wirbelsäule keine distinkten Wirbelkörper besitzt und dass die ganz überwiegende bekannte Organisation der *Xenacanthidae* (Hartgebilde der Haut, Schädel, Kiefer- und Kiemengerüst, Brustgürtel, Pterygopodien der Bauchflosse) dieselben von den Dipnoern unterscheidet und den Haien einreihen lässt (vgl. auch JAEKEL, 1895)². Bei seiner fundamentalen Scheidung der Flossen der Knorpelfische und der Dipnoer kann es für RABL hinsichtlich der Stellung der *Xenacanthidae* natürlich nur ein aut-aut geben. Darum sind auch die *Xenacanthidae* für die Beurtheilung von RABL's Theorie besonders lehrreich, indem sie zeigen, wohin es führt, wenn man die natürlichen Verwandtschaften zwischen den tieferen Fischen und den Dipnoern zerreißt³ und an ihrer Stelle unüberbrückbare Kluften hinsichtlich der Genese der paarigen Gliedmaßen derselben zieht. Auf Grund der genaueren Kenntnis ihrer Organisation sind die *Xenacanthidae* pentanche Selachier mit vielen Zeichen einer tieferen Stellung, und sie mögen jenem Spross des

kam (RABL, 1901, pag. 547). Ein Versuch der Begründung dieser gekünstelten und unnatürlichen Entstehungsweise wird von RABL nicht gemacht.

¹ RABL bezieht sich dabei auf die Angaben in ZITTEL's Handbuch der Paläontologie (1887), das auch KNER (1867) citirt, sowie auf FRITSCH's Fauna der Gaskohle, Bd. II (1889), und dessen nachträgliche Bemerkungen in Bd. III (1895), ignorirt aber die sonstige wichtige neuere Litteratur (so namentlich auch JAEKEL, 1895, und DEAN, 1895).

² ZITTEL (1887), SM. WOODWARD (1889), FRITSCH (1889), JAEKEL (1895) und DEAN (1895) rechnen die *Xenacanthidae* (*Pleuracanthidae*) übereinstimmend zu den Selachiern, wobei Letzterer auf verschiedene Dipnoer-ähnliche Züge hinweist und ähnlich WOODWARD geneigt ist, *Pleuracanthus* als einen nach den Dipnoi tendirenden Hai oder eine Zwischenform zwischen beiden aufzufassen. BRONGNIART (1888) und DOEDERLEIN (1889) erblickten in ihnen Formen, die zwischen Elasmobranchiern, Dipnoern und Acipenseriden resp. Teleostomen stehen, und nach DOEDERLEIN das unter den Fischen seien, was Hatteria unter den Reptilien. Diese Anschauungen der beiden letztgenannten Autoren sind durch die neueren Befunde und Untersuchungen überholt.

³ Ausdrücklich, um nicht missverstanden zu werden, hebe ich hervor, dass die natürlichen Relationen zwischen primitiven selachierartigen Fischen und Dipnoern für mich nicht die Verwandtschaft zwischen Dipnoern und Amphibien ausschließen.

primordialen Elasmobranchierstockes entstammen, in dessen Nähe auch der Ausgang für die Dipnoer (*Ceratodus*) sich befand¹.

Hinsichtlich der bekannten Reste medialer Radien an der Brustflosse der Haie und Rochen (s. oben Anm. 1 zu pag. 151—153), die von der GEGENBAUR'schen Schule, und ich denke, natürlich und mit gutem Rechte, als Zeugnisse eines einstmals auch bei deren Verfahren bestandenen biserialen Archipterygium (*Distichopterygium*, BRAUS) aufgefasst werden, besteht für RABL die Nothwendigkeit, sie umgekehrt von dem uniserialen Archipterygium, das nach ihm und den anderen Seitenfaltentheoretikern den Ausgang giebt, abzuleiten (1901, pag. 547): »Denkbar sind drei Arten der Entstehung: erstens durch seitliche Knospung, also nach Art der Entstehung des Archipterygiums von *Ceratodus*; zweitens dadurch, dass bei einer Flosse, etwa von dem Bau der *Callorhynchus*-Flosse, einige in der Richtung des Basipterygiums liegende Knorpelplatten in die Länge wachsen, so dass nun ein Theil der Radien an deren mediale Seite zu liegen kommt; und endlich drittens durch ‚Überwanderung‘ von Radien von der lateralen auf die mediale Seite eines Basipterygiums.« Die letzte Art der Entstehung wurde bereits von WIEDERSHEIM (1892) angegeben und von GEGENBAUR (1894) gewürdigt. RABL entscheidet sich für den ersten Modus, wenn es sich um Dipnoer handele und wenn die *Xenacanthidae* Dipnoer seien, dagegen für den zweiten, wenn Selachier in Frage kommen und wenn die *Xenacanthidae* zu den Selachiern gehörten. Die Beweise durch die Entwicklungsgeschichte, welcher hier lediglich die Entscheidung zukomme, werden bezüglich der zweiten und dritten Modalität nicht gegeben und sind noch abzuwarten; hinsichtlich der ersten (*Ceratodus*) wurden sie bereits von SEMON geliefert.

So reiht sich bei RABL an den ersten Grundfehler — Behauptung der metameren Entstehung der Radien der paarigen Flosse der Knorpelfische — eine ganze Kette von Künsteleien, Irrthümern und nicht genügend durchdachten Behauptungen.

¹ Siehe Anm. 2 auf pag. 195.

5. Rabl's Anschauungen und Nachweise hinsichtlich der weiteren Ableitung der Dipnoerflosse und des Chiropterygium.

a. Historisches und Allgemeines.

Durch den künstlichen Schnitt, mit dem RABL die paarige Fischflosse und die Extremität der Dipnoer und Tetrapoden von einander schied, wurde natürlich auch jede Vergleichbarkeit des Ichthyopterygium und Chiropterygium beseitigt. Aber auch die Ableitbarkeit des Chiropterygium von dem Archipterygium wurde von RABL annullirt, denn nach seiner Meinung sind beide divergente Entwicklungsformen aus der primordialen faden- oder pfriemenförmigen Extremität, wie Lepidosiren sie noch jetzt aufweist. Damit ist nach ihm die GEGENBAUR'sche Ableitung des Chiropterygium vom Archipterygium »zu einer Schulmeinung herabgesunken, der nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma einer gläubigen Sekte« (pag. 499). Dabei scheint es für ihn gar keine Frage zu sein, dass seiner Ansicht von der Vaterschaft der lepidosirenähnlichen Flosse eine unvergleichlich höhere und umfassendere Bedeutung und Stellung zukommt.

Um recht drastisch ad oculos zu demonstriren, wohin die vergleichende Anatomie in dieser Hinsicht geführt habe, bildet er auf pag. 497 zwölf Schemata der pentadactylen Extremität mit verschieden eingezeichneten Radiensystemen ab und bemerkt zugleich, dass er leicht noch ein zweites Dutzend mit noch anderen Radiensystemen hätte geben können. Dass er dies nicht gethan, ist ja an sich recht schade, denn diese Schemata üben, wie er pag. 498 mittheilt, die Phantasie; aber der Verleger, der die Kosten der Herstellung dieser Bilder zu tragen hat, wird ihm dafür dankbar sein. Doch auch von dem abgebildeten Dutzend hätte er sich ruhig eine Anzahl (4) sparen können, weil es hier niemals Jemand eingefallen ist, derartige Radiensysteme zu ziehen. Es werden also hier von ihm verschiedene gewaltige Schläge in die Luft ausgetheilt. Dass hier unter den vergleichenden Anatomen keine Einstimmigkeit geherrscht hat, dass auch GEGENBAUR seine Anschauungen hinsichtlich der Achse und der Radien einmal gewechselt hat, ist bekannt genug. Wo aber in der Welt herrscht Einstimmigkeit, so lange selbständige Köpfe an erst noch zu bewältigende Fragen herantreten, und hat RABL niemals seine Meinungen und Angaben gewechselt?

Aber vielleicht haben sich die bisherigen ontogenetischen Arbeiten als die sicheren Pfadfinder des richtigen Weges erwiesen?

Die RABL'sche Idee der Ableitung des Archipterygium des Ceratodus und des Chiropterygium der Tetrapoden von einem einfachen Strahl, wie ihn Lepidosiren darbietet, ist nicht neu.

MOLLIER hat nach der Darstellung der Ontogenese der fünfzehigen Extremität (Chiropterygium) bekanntlich vier Möglichkeiten der Entstehung dieses Extremitätenskeletes aufgeworfen (1894, pag. 15, 1895, p. 516 f.): 1) aus einem einzigen Strahl, 2) aus zwei Strahlen, 3) aus fünf Strahlen, 4) aus beliebig vielen Strahlen, die sich durch Koncentration zu einer unsegmentirten Masse vereinigen und durch sekundäre Gliederung die spätere Form erzeugen, und hat sich per exclusionem für die vierte Möglichkeit als die wahrscheinlichste entschieden, gegen die keine Thatsachen einzuwenden sind¹ und welche gegebenen Falles auch die erste Annahme einschließe. Später (1897, pag. 49—52, 53) hat er diese Anschauung in so fern modificirt, als er die primitiven Strahlen, die bei der Stör-Brustflosse sich nur basal vereinigen, bei der Crossopterygier-Brustflosse sich zu einer breiten einheitlichen Platte verschmelzen lässt, welche unter stärkerer Koncentration im proximalen Theile und unter sekundärer Neubildung der Finger durch Heraussprossen zum Chiropterygium führte, und hat auch die Flosse des Ceratodus von einer geringen Anzahl von Segmenten ausgehen lassen und einen großen Theil ihrer reichen Gliederung als sekundär beurtheilt.

Andere Embryologen sind noch zu anderen Folgerungen gekommen.

So treten u. A. STRASSER (1879) und GOETTE (1879) für einen wenigstrahligen Typus ein und finden, dass die Ontogenese nicht direkt gegen die Archipterygiumtheorie (STRASSER) oder selbst zu Gunsten derselben (GOETTE) spreche². BAUR (1888) tritt nach Beurtheilung der bisher bekannten ontogenetischen Befunde für die einresp. zweistrahlige Anlage (einstrahlig in der ersten, zweistrahlig in der zweiten Serie) ein. WIEDERSHEIM (1892) spricht sich für den

¹ Hier, wie auch später, ist indessen die Vereinigung ursprünglicher Radien zu einer unsegmentirten Masse oder Platte keine Thatsache, sondern nur eine Vermuthung.

² Diese Ansicht hält GOETTE jetzt nicht mehr fest. RABL scheint, um für seine Mittheilung, »nachdem alle Forscher, die nicht zur Schule GEGENBAUR's gehören, sich von diesem Glaubensartikel losgesagt haben« (pag. 499), den nöthigen Untergrund zu gewinnen, briefliche Anfrage gehalten zu haben, und GOETTE habe ihm am 17. Mai 1901 geschrieben, dass er seinen damaligen Fehler eingesehen und die Archipterygiumtheorie mit allen ihren Voraussetzungen und Folgerungen aufgegeben habe (RABL, 1901, pag. 500 und pag. 548).

zweistrahligem Typus aus, und ähnlich verhält sich ZWICK (1897). EMERY (1894) lässt das Archipterygium sechs phylogenetische Stadien (unter denen auch zwei selachierartige und ein crossopterygiales) durchlaufen. SKIRKOV (1899) hält einen wenigstrahligen Ausgang für möglich und versucht denselben von dem biserialen Archipterygium abzuleiten.

RABL endlich fasst die Resultate seiner Untersuchungen dahin zusammen (1901, pag. 517 f.), dass die den Beginn gebende einfache stummel- oder pfriemenförmige Extremität sich unter Vervollkommnung ihrer Funktion distal dichotomisch in zwei Äste spalte, welche in der Folge in die Anlagen der beiden ersten Finger auslaufen; ein Zusammentreten dieser beiden Äste an der Fingerbasis liefere das Material für den Carpus resp. Tarsus, die getrennt bleibenden proximalen Stücke die Anlagen der beiden Elemente des Vorderarmes resp. Unterschenkels, die beiden distalen Enden die Metacarpi resp. Metatarsi und Digi 1 und 2; der dritte und vierte Finger gingen (nicht durch Spaltung des ulnaren resp. fibularen Astes, sondern durch eine Art Knospung) aus dessen ulnarer resp. fibularer Seite hervor. Die hohe funktionelle Bedeutung des Principes der Spaltung (Gabelung) wird von ihm durch Verweise auf die in zwei Klauen auslaufende und zum Greifen, Festhalten und zur Fixirung des Körpers geschickte Extremität der Anneliden und Arthropoden belegt. Der erste und zweite Finger stehen also nach ihm principiell und in der Art ihrer Entstehung in vollkommenem Gegensatz zu dem dritten, vierten und wohl auch fünften Finger.

Man sieht, dass auch hier die Ontogenetiker, obwohl ihre Beobachtungen (auf dem leicht zu untersuchenden und eng begrenzten Gebiete der Urodelen) nicht wesentlich von einander abweichen, zu äußerst divergenten Anschauungen (einstrahliger, zweistrahlig, wenigstrahliger, vielstrahliger Typus, Anschluss an das Archipterygium, Abweisung desselben) gekommen sind. Die ontogenetische Untersuchung hat somit auch in diesem Falle nicht vor Irrthümern geschützt, denn es ist klar, dass von diesen vielen einander widerstreitenden Angaben die wenigsten der Wahrheit entsprechen können.

Die von RABL angenommene Entstehung des Chiropterygiums oder derselben ähnliche Anschauungen sind aber auch von verschiedenen Autoren ganz unabhängig von jeder ontogenetischen Forschung vertreten worden. So hat z. B. schon OWEN (1839, 1849) auf den primitiven Extremitätentypus von Protopterus hingewiesen und denselben, wie es scheint, als Ausgang für die Entwicklung der höheren

Extremitäten angenommen. BRÜHL (1875—86) ist in seiner dichotomischen Theorie nach dem Zeugnis von BAUR (1888) für eine ähnliche Anschauung eingetreten. ALBRECHT (1886) hat an der Hand einer zweizipfeligen Regeneration der Brustflosse von *Protopterus* mitgetheilt, dass er zwar ursprünglich nur einen Strahl (den späteren Achsenstrahl) als Ausgang für die Extremität angenommen habe, dass aber dieser Fall auch der GOETTE-WIEDERSHEIM'schen Ansicht vom Ulnar- und Radial-Strahl eine geradezu schematische Bestätigung gebe.

Also: Gerechte und Ungerechte, Embryologen und vergleichende Anatomen, sind auf verschiedenen Wegen an entsprechenden Zielen angelangt, mögen dieselben nun mit dem von RABL erreichten übereinstimmen oder nicht. Auch hier bestimmten bisher nicht die Präparate und die Beobachtungen, sondern die geistige Bearbeitung derselben. —

Die Idee RABL's betreffend die Vergleichbarkeit des zweifingerigen Entwicklungsstadiums der Urodelen-Gliedmaße mit der in zwei Klauen auslaufenden Extremität der Crustaceen, Spinnen und Insekten scheint neu zu sein¹. RABL legt denn auch einen hohen Werth auf dieselbe (1901, pag. 518, 519). Diese Extremität sei zum Greifen und Festhalten, zur Fixirung des Körpers sehr viel tauglicher und geschickter als die einfingerige. Das ist gewiss. Bei den von ihm genannten Arthropoden bildet sich diese Tendenz zum Greifen und Festhalten in der zangenartigen Bildung der Extremitätenenden bereits ziemlich früh in der Ontogenese aus. Bei den Urodelen besteht in dem zweizipfeligen Entwicklungsstadium der Gliedmaße auf den ersten Blick einige Ähnlichkeit mit dem Verhalten bei den Arthropoden. Diese Ähnlichkeit ist aber nur eine ganz oberflächliche; die genauere Betrachtung enthüllt nur fundamentale morphologische und physiologische Verschiedenheiten zwischen beiden Gebilden. Da ist keine Spur einer zangenartigen Anordnung bei den Urodelen. Die Greifhand (Greiffuß) der Wirbelthiere tritt erst bei der fünffingerigen Hand (Fuß) der Reptilien (*Chamaeleontiden*) mit einer ganz sekundären Oppositionsstellung der betheiligten Finger (Zehen) auf. RABL's Vergleichung (Analogisirung) kann somit nicht als ein Muster genauer und treffender morphologischer und physiologischer Arbeit angesehen werden.

¹ Nach meiner momentanen Kenntnis. BRÜHL's dichotomische Theorie konnte ich nicht einsehen, die Schriften der älteren Naturphilosophen habe ich nicht verglichen.

b. Rabl's Untersuchungsmethode.

Man wird gern anerkennen, dass RABL in der specielleren Durcharbeitung der Extremitätenfrage bei Dipnoern und Urodelen nach einer konsequenten Methode verfährt. Er parallelisirt im Einzelnen die ontogenetischen Stadien von Triton und Necturus mit den fertigen funktionirenden Extremitäten der verschiedenen Urodelen. Das ist ein alt erprobtes Recept, und es ist nur zu billigen, dass er es auch für seine Untersuchungen anwendet.

Aber das beste Recept sichert noch kein gutes Gericht. Es kommt sehr darauf an, wie man es gebraucht. Und so widerfährt es RABL, dass er im vorliegenden Falle einer Täuschung zum Opfer fällt.

Weil die *Ceratodus*-flosse in ihrer Ontogenese (SEMON) zuerst als einfacher Auswuchs aus dem Schultergürtel beginnt, glaubt RABL, dass derjenige Verwandte des *Ceratodus*, welcher zeitlebens einen einfachen, wenig gegliederten Strahl aufweist (*Lepidosiren*), auch die primitivste Flosse besitzt. Und weil die Extremität der Urodelen ontogenetisch mit einer einfachen Vorragung anfängt, die darauf in zwei, weiterhin in drei und vier resp. fünf Zipfel (die Zehenanlagen) auswächst, so ist er der Ansicht, dass diejenigen Extremitäten der ausgebildeten Urodelen, welche nur zwei oder drei Zehen besitzen, ursprünglichere Verhältnisse aufweisen als die Gliedmaßen mit mehr Zehen. Wären, so folgert er weiter, jene Urodelen-Extremitäten mit nur zwei oder drei Zehen rückgebildete Formen, also phylogenetisch von Gliedmaßen mit vier oder fünf Zehen ableitbar — wie es die herrschende Meinung behauptet —, so müsste die Ontogenese uns noch diese zahlreicheren Zehen und deren successive Reduktion wenigstens in einem gewissen Parallelismus beobachten lassen. Das thut sie nicht, — also sind die Extremitäten mit einem Strahl oder mit wenig Zehen diejenigen, welche uns die primordialen Zustände rein aufweisen, und jene Autoren, welche hier von sekundärer Verkümmerung sprechen, gehen falsche Wege.

Das klingt ganz plausibel. Wie sicher aber auch RABL in seiner Auffassung der ontogenetischen Stadien und ihrer Parallelität mit den phylogenetischen Zuständen ist, wie hoch auch schon von Anderen diese Methode gestellt worden ist, so befindet er sich doch im Irrthum.

Zwei sehr bekannte Beispiele mögen das, hoffentlich für Jedermann, klar machen¹.

¹ Ich wähle gerade diese Beispiele, weil die bereits in der Diskussion zu

Der Fuß der vorderen und hinteren Extremität des Pferdes besteht bekanntlich aus der wohl entwickelten dritten Zehe (Metacarpus resp. Metatarsus 3 mit drei Phalangen), der noch dünne Rudimente eines Met. 2 und 4 angeschlossen sind. Schon die älteren vergleichenden Anatomen haben durch die Vergleichung mit verwandten Ungulaten mit zahlreicheren gut ausgebildeten Zehen geschlossen, dass die Vorfahren der jetzigen Pferde drei wohlentwickelte Zehen (2, 3 und 4) besaßen, dass aber durch einen weiteren mit der Funktion des Pferdefußes Hand in Hand gehenden Differenzierungsprocess von diesen die dritte Zehe zu noch höherer und voluminöserer Differenzierung gelangte, die zweite und vierte aber in Rückbildung traten. Danach ging man voll Erwartungen an die ontogenetische Untersuchung. Diese Erwartungen wurden aber nur in recht mäßigem Grade erfüllt, indem die embryonale Entwicklung wohl ein anfängliches Größersein der beiden metacarpalen (metatarsalen) Rudimente als später, also doch einen Reduktionsvorgang aufwies, aber von den erhofften Phalangen der zweiten und vierten Zehe nichts mehr zeigte. Ein sich auf die Embryologie bornirender Forscher hätte sonach das Recht zu sagen: Wir dürfen nicht schließen, dass die Vorfahren des Pferdes dereinst drei ausgebildete Zehen besaßen; eine derartige Behauptung wäre eine leichtfertige und willkürliche, weil nicht durch die Ontogenese gestützte. Nun kommen aber, wie seit Langem bekannt und vielfach beschrieben und wie namentlich MARSH (1879, 1892) an einem reichen Materiale nachgewiesen, ausgebildete und noch lebende Spielarten von Pferden vor, die jene durch die Ontogenese nicht nachweisbaren Zehen, die zweite nicht gar so selten, die vierte seltener, in mehr oder minder ausgebildetem Zustande und außerdem noch das Rudiment eines Metacarpale 1 aufweisen. Also leistet in diesem Falle die einfache Vergleichung vieler entwickelten Individuen derselben lebenden Species mehr als die subtilste ontogenetische Untersuchung. Dazu kommt aber noch ein weiteres, auch von MARSH (1874, 1877, 1892) herbeigebrachtes paläontologisches Material, wonach die Vorfahrenreihe der equiden Familie von dem unter-eocänen Eohippus an durch die weiteren tertiären Stadien von

RABL's Bonner Vortrag von KLAATSCH gegen RABL's Theorie erhobenen Einwände (Verh. d. Anat. Ges. 1901. pag. 12) sich in dieser Richtung bewegten, aber in seiner jetzigen weiteren Ausarbeitung dieses Vortrages völlig ignoriert werden. KLAATSCH sagte damals u. A.: »Die Behauptung Herrn RABL's ist etwa eben so widersinnig, als wenn Jemand den Pferdezustand als die Urform der Säugethiergliedmaße hinstellen wollte!«

Orohippus, Mesohippus, Miohippus, Protohippus und Pliohippus bis zu dem recenten Equus in ihrer allmählichen Rückbildung des Vorderfußes von der vierzehigen und mit fünf Metacarpen versehenen Bildung (Eohippus) bis zum bloß einzehigen und drei z. Th. reducirte Metacarpen aufweisenden Fuße von Equus verfolgt werden kann. Auf den 1892 von MARSH mitgetheilten Abbildungen ist namentlich auch das Verhalten des Carpus recht interessant. Ein jeden anderen Beweis als den rein ontogenetischen ablehnender Embryolog kann freilich behaupten, dass noch kein Mensch die Abstammung des jetzigen Pferdes von jenen alten polydaktylen Vorfahren oder Vorfahren-Verwandten vor Augen gehabt habe. Ich hindere ihn nicht an einem solchen Einwande.

Als zweites Beispiel greife ich die vordere Extremität der Blindschleiche (*Anguis fragilis*) heraus. Dieselbe gehört bekanntlich zu den Anguidae, ist durch einen langen schlangenähnlichen Körper und den Mangel äußerer Gliedmaßen gekennzeichnet, besitzt aber in ihrem sonstigen Bau alle Merkmale eines echten Lacertiliers und zugleich auch ein gar nicht so sehr verkümmertes Skelet des Schulter- und Beckengürtels. Kein vergleichender Anatom und kein systematischer Zoolog zweifelt daran, dass sie ein Lacertilier ist und dass sie einstmals, wie ihre noch mit Extremitäten versehenen nächsten Verwandten, Extremitäten und zugleich einen kürzeren eidechsenartigen Rumpf besessen hat. Schon die Existenz der beiden Gürtel und die sich hier noch findenden Muskelrudimente lassen, ohne jede Vergleichung, mit einer der Sicherheit nahekommenden Wahrscheinlichkeit auf das einstmalige Vorhandensein gut entwickelter freier Gliedmaßen schließen. Die wenigen Gattungen der kleinen Familie der Anguidae zeigen aber zugleich eine komplette Reihe von Formen mit wohlentwickelten fünfzehigen Extremitäten (*Gerrhonotus*, *Diploglossus*), mit nur vierzehigen (*Sauresia*), mit einfacher vorderer und zweizehiger hinterer (*Panolopus*), mit vollkommen reducirter vorderer und einfacher stummelförmiger hinterer (*Ophisaurus apus*, *Ophiodes*) und endlich mit völlig reducirten vorderen und hinteren freien Extremitäten (meiste Arten von *Ophisaurus*, *Anguis*). Mit der Rückbildung der Extremitäten verbindet sich zugleich eine successive Verlängerung des Rumpfes bis zum schlangenartigen Typus¹. Hier bestätigt sonach die vergleichende Anatomie im engen

¹ Ähnliche Reihen bieten auch andere Lacertilierfamilien mit großem Wechsel innerhalb der Gattung und selbst der Species (falls man diese nicht

Rahmen der kleinen Familie die einstmalige Existenz gut ausgebildeter freier Gliedmaßen bei den Vorfahren von *Anguis*. Die anatomische Untersuchung der Blindschleiche zeigt, wie gesagt, dass der ganz gut entwickelte Schultergürtel gewöhnlich auch kein Rudiment einer vorderen Extremität trägt. Einmal fand ich hier aber doch ein kleines Rudiment einer solchen in Gestalt eines minimalen knötchenförmigen Humerus¹, und damit harmonirt die von BORN (1883) nachgewiesene transitorische Existenz einer kleinen plattenförmig hervorragenden Extremitätenanlage bei jungen Embryonen. Die Vergleichung verschiedener Individuen und die ontogenetische Untersuchung zeigen uns somit wenigstens das letzte Stadium von dem durch die vergleichende Anatomie erschlossenen Verkümmierungsprocess aus der einstmals gut entwickelten Gliedmaße. Aber wie minimal ist diese Ausbeute gegenüber der vergleichend-anatomischen! Dennoch wird wohl Niemand, auch der einseitigste Embryolog nicht, behaupten, dass die Vorfahren von *Anguis* extremitätenlos gewesen seien.

Diese beiden Beispiele, die ich nicht durch weitere zu vermehren brauche, zeigen zur Genüge, dass die ontogenetische Untersuchung — deren Werth ich gewiss hochschätze und die auf vielen anderen Gebieten auch Hervorragendes leistet — unter Umständen als Lichtträger für die phylogenetische Entwicklung völlig oder fast vollkommen versagt. Wer hier in der Extremitätenfrage allein auf sie baut, ist übel daran; wer annimmt, dass nur das, was sie uns zeigt, einstmalige Existenz gehabt habe, der wird nur ein sehr dürftiges und mangelhaftes Bild von der Vorgeschichte der jetzt lebenden Organismen gewinnen. Hier leisten Paläontologie und vergleichende Anatomie unvergleichlich mehr. Und das letztere Beispiel lehrt zugleich, dass man sich in der Vergleichung nicht nur auf die direkt in Frage kommenden Theile, die freien Extremitäten, beschränken, sondern vielmehr auch die zu ihnen in wichtiger morphologischer und physiologischer Korrelation stehenden

zu eng zieht) dar. — Die Reduktion der paarigen Gliedmaßen verbindet sich mit der Verlängerung des Rumpfes (hinteres Kopfende bis Analgegend) auch bei zahlreichen Fischen, bei Dipnoern (*Lepidosiren*) und bei Amphibien (siehe unten pag. 207 Anm. 1, pag. 213).

¹ Bei anderen Gattungen, die sich übrigens hinsichtlich der Reduktion der vorderen Gliedmaßen ähnlich *Anguis* verhalten, z. B. bei *Ophisaurus apus* (= *Pseudopus Pallasi*), wurde das knötchenförmige humerale Rudiment wiederholt beobachtet.

Nachbargebilde und Faktoren, vor Allem das Gürtelskelet und dann auch das Verhalten der Rumpflänge, in Betracht nehmen soll. —

Und damit knüpfe ich wieder an RABL an. Er glaubt mit seiner Methode, die sich auf die Ontogenese der paarigen Flosse resp. freien Extremität im engeren Sinne beschränkt, das auf Grund der ontogenetischen Urkunde ursprünglich kontinuierlich mit ihr verbundene Gürtelskelet und die Relationen zum Rumpfe aber ignoriert, ganz sicher zu gehen; er sieht jedoch mit ihr nur den kleinsten Theil der Entwicklungsvorgänge, die sich dereinst vollzogen haben, und indem ihm die Hauptsachen derselben verborgen bleiben, ist das von ihm entworfene Bild nur ein kleines Bruchstück der Wirklichkeit, die sich in ihren progressiven und regressiven Bewegungen dereinst viel reicher abspielte als RABL's Angaben ahnen lassen.

c. Einiges über die specielleren Ausführungen Rabl's.

α. Dipnoer.

Bisher hatte man — von einzelnen Autoren abgesehen — die paarige Flosse von *Ceratodus* als die vollkommenste und Ausgang gebende Flossenform der Dipnoer betrachtet und im Vergleich mit ihr unter Annahme eines Rückbildungsprocesses die absteigende Reihe: *Protopterus amphibius*, *Protopterus annectens* und *Lepidosiren paradoxa* angenommen. RABL und seine Meinungsgenossen drehen die Reihe um und lassen sie mit *Lepidosiren* beginnen und durch die beiden Species von *Protopterus* hindurch zu *Ceratodus* ansteigen.

Dass man in der Beurtheilung der Flossen von *Lepidosiren* und *Protopterus* verschiedener Meinung sein kann, zeigt schon die Differenz zwischen den ersten genaueren Untersuchern derselben. OWEN (1839, pag. 330) bezeichnet die Flossen von *Protopterus annectens* als rudimentär und zugleich als die persistirenden Repräsentanten des frühesten embryonalen Verhaltens der Brust- und Bauchflossen, BISCHOFF (1840, pag. 6 f.) spricht nur vom rudimentären Charakter derselben bei *Lepidosiren paradoxa*. Weitaus die überwiegende Mehrzahl der bedeutenderen Morphologen sind für deren rudimentäre Beschaffenheit und Ableitung von der *Ceratodus*flosse durch Degeneration eingetreten. Auch neuerdings ist wieder versucht worden, der primordialen Stellung der Flosse von *Lepidosiren* und *Protopterus* gegenüber der von *Ceratodus* zu Ansehen zu verhelfen.

Über die genauere Entwicklung des paarigen Flossenskeletes von Lepidosiren und Protopterus ist m. W. bisher noch nichts veröffentlicht worden; nach den Habitusbildern von Larven und jungen Thieren von Lepidosiren, die wir KERR (1900) verdanken, ist es aber wahrscheinlich, dass die Lepidosiren-Flosse sich so, wie sie beim erwachsenen Thiere bekannt ist, anlegt, d. h. als einfacher fadenförmiger Strahl, und dass sie in keinem ontogenetischen Stadium einen biserialen Charakter wie die Ceratodus-Flosse besitzt. Das genügt nach der RABL'schen Methode, um sie für die primordialste Form der Dipnoerflosse zu erklären. Dass Lepidosiren gegenüber Protopterus und Ceratodus einen erheblich verlängerten Rumpf besitzt¹, dass sein Schultergürtel gegenüber dem zarten Faden der Brustflosse ein ganz unverhältnismäßiges, nur durch eine einstmals beträchtlich höher entwickelte Flosse erklärbares Volumen aufweist, wird von RABL ignoriert. Wie schon angegeben, wird in RABL's ganzer Abhandlung des Gürtelskeletes keine Erwähnung gethan, obwohl gerade die Ontogenese den ursprünglichen, kontinuierlichen Zusammenhang desselben mit der freien Flosse (die erst aus ihm hervorsprosst) bei Ceratodus dargethan hat und obwohl es doch wahrlich nicht irrelevant ist zu wissen, wie die von RABL angegebenen pfriemenförmigen Anfänge der paarigen Extremitäten der ersten Dipnoer und Tetrapoden mit dem Rumpfe verbunden waren.

Dass die Koincidenz der Rumpfverlängerung und der Verkümmern der paarigen Gliedmaßen bei Lepidosiren keine zufällige ist, sondern dass sie eine weite Verbreitung aufweist, lehren die Verhältnisse bei den Crossopterygiern (Calamoichthys), Teleostiern (Gymnotidae, Symbranchidae, Muraenidae und viele andere Einzelformen), Amphibien (Gymnophionen, verschiedene Stegocephalen und die weiter unten noch anzuführenden Urodelen) und Reptilien (zahlreiche schlangenähnliche Lacertilier, Pythonomorphen und die Ophidier), bei denen allen sich eine aal- oder schlangenartige Verlängerung des Rumpfes mit weitgehender oder vollkommener Reduktion der paarigen Extremitäten verbindet.

Weiterhin zeigen aber auch die vortrefflichen KERR'schen Abbildungen, an deren Naturtreue zu zweifeln kein Grund vorliegt, dass die relative Größe der Brust- und Bauchflossen von Lepidosiren,

¹ Die Kopflänge als Einheit angenommen, messe ich die Rumpflänge bei Ceratodus zu ca. $2\frac{3}{4}$, bei Protopterus annectens zu $3-3\frac{1}{2}$ und bei Lepidosiren zu 5—7.

nachdem dieselben einmal zur Ausbildung gekommen sind, während der ontogenetischen Entwicklung eine successive abnehmende, die der Rumpflänge dagegen eine zunehmende ist¹.

β. Urodele Amphibien.

Eben so hatte man gemeinhin unter den urodelen Amphibien die vierzehige, aber schwache und kurze vordere Extremität von Siren, sowie die drei- und zweizehigen Gliedmaßen von Amphiuma und Proteus als rückgebildete aufgefasst, wobei die vollkommene Reduktion der hinteren Extremität von Siren und der verlängerte aal- oder schlangenförmige Körper bei allen drei Gattungen diese Auffassung zu einer gewiss nicht unbegründeten machte. RABL verfährt auch hier umgekehrt: seine Entwicklungsreihe beginnt mit Proteus und Amphiuma und steigt durch Siren zu den Urodelen mit besser ausgebildeten Gliedmaßen auf. »Ganz kleine, unscheinbare Stummel« (pag. 516) haben für ihn den Ausgang der paarigen Extremität der Amphibien gebildet und er führt auch an, dass wir von den fossilen Perennibranchiaten nicht einmal bestimmt wissen, ob sie überhaupt Extremitäten besessen haben (pag. 500). Auch einen Blick in die Paläontologie der älteren Amphibien wirft er, findet aber, dass dieselbe bisher keine Anhaltspunkte geliefert habe, welche uns in der Frage nach dem Ursprung des Chiropterygium vorwärts bringen könnten, da der Carpus und Tarsus der Stegocephalen wenig bekannt sei (pag. 500).

Sein Leitstern in diesem Dunkel ist die Untersuchung der ontogenetischen Gliedmaßenentwicklung von Triton taeniatus (mit

¹ Auf diesen Bildern ist die Breite der vorderen Extremität, die dorso-ventrale Dicke des Körpers an ihrer Abgangsstelle zu 100 gesetzt, bei einem 6 cm langen, 2 Monate alten Exemplare (selbst ohne Berücksichtigung ihrer basalen Verbreiterung) ca. 15%, bei einem 7,7 cm langen, 3 Monate alten Exemplare 10%, bei einem 38 cm langen, 18 Monate alten Thier und einem ausgewachsenen Weibchen von 92 cm totaler Körperlänge ca. 8%, die Länge derselben, bezogen auf die Rumpflänge (zwischen dem Abgang der vorderen und hinteren Extremität) bei den drei Exemplaren von 7,7 cm, 38 cm und 92 cm Körperlänge: 13%, 8,7% und 7,1% (bei dem Exemplare von 6 cm war die Flosse hinsichtlich ihrer Länge noch nicht zur Ausbildung gekommen). Von den hinteren Extremitäten musste hierbei abgesehen werden, da dieselben bekanntlich nach dem Geschlechte erheblich in ihren Dimensionen differiren, bei den abgebildeten jugendlichen Formen aber nicht angegeben war, welchem Geschlechte sie angehörten. Die Rumpflänge beträgt in Einheiten der Kopflänge bei den Stadien von 3,8 cm Körperlänge ca. 3, von 4,4 cm und 7,7 cm Körperlänge ca. 3½, von 38 cm Körperlänge 5½ und beim erwachsenen Thiere 5—7.

einigen ergänzenden Beobachtungen an *Necturus*), wobei er vornehmlich die interessanteren distalen Abschnitte (Hand und Fuß) berücksichtigt und namentlich an STRASSER (1879) und GOETTE (1879), deren Befunde bestätigend, anknüpft. Die knorpelige Differenzirung des Carpus beginnt mit dem primären Basale (Carpale III von GEGENBAUR, Basale commune von STRASSER, Carpale medianum tertium von GOETTE), dem sich in der Entwicklungsfolge das primäre Radiale (zwischen Radius und Basale) und das primäre Intermedium (zwischen Ulna und Basale) anschließen. Das primäre Basale bleibt ungetheilt und wird zum zweiten Carpale; das primäre Radiale theilt sich später in das definitive oder sekundäre Radiale und erste Carpale (Carpale II von GEGENBAUR); das primäre Intermedium vergrößert sich durch eine von einem ulnaren Rande (vom embryonalen Perichondrium) ausgehende chondrogene Wucherung erheblich, wird dadurch zum primären Intermedio-Ulnare und theilt sich schließlich in alle übrigen carpalen Elemente, also in das sekundäre Intermedium, das Centrale, das Ulnare und das dritte und vierte Carpale (Carpale IV und V von GEGENBAUR). Es bilden sich somit nach und nach: ein, drei und endlich acht carpale Elemente mit zwei, drei und vier Zehen. Die Ontogenese der hinteren Extremität wird nicht weiter ausgeführt. Mit den so beobachteten ontogenetischen Stadien vergleicht nun RABL die entwickelten Carpi und Tarsi der verschiedenen Urodelen und findet, dass diejenigen von *Proteus* und *Amphiuma* (mit drei bis vier carpalen resp. tarsalen Elementen und zwei bis drei Zehen) den ontogenetischen Anfangsstadien parallel laufen, somit die primitiveren Gebilde repräsentiren, während *Siren* (mit fünf Carpalia und vier Zehen) ein etwas höheres Stadium darstellt, die wohlentwickelten vierzehigen Vordergliedmaßen (mit sechs bis acht Carpalia) und fünfzehigen unter den Hintergliedmaßen (mit sechs bis neun Tarsalia) aber den höchsten Endstadien der phylogenetischen Entwicklung entsprechen. Zugleich schließt die Ontogenese die Annahme einer sekundären Umbildung der vorderen Extremität aus einer ursprünglich fünfzehigen durch Reduktion der ersten Zehe und des entsprechenden carpalen Abschnittes aus; der radiale (tibiale) Rand ist der primitive und unveränderliche gegenüber dem sekundär ausgebildeten und variablen ulnaren (fibularen), und dem entsprechend kann von dem sekundären Ausfall eines ersten radialen Fingers an der Hand keine Rede sein. — Vortreffliche und klare, auf genauer Präparation beruhende Abbildungen erläutern das Detail, wie überhaupt der technische Theil der Untersuchung das vollste Lob verdient.

Mit dem vor jeder anderen Verknorpelung im Carpus stattfindenden Auftreten des primären Basale und mit dessen Beziehungen zu den beiden zuerst herausprossenden Zehen gewinnt RABL einen festen ontogenetischen Ausgangspunkt, dem sich alle anderen später entstehenden carpalen Elemente anfügen. Somit wird es ihm leicht, in seinen Abbildungen dieses primäre Basale durch eine besondere Farbe (gelb) den aus dem primären Radiale (roth) und dem primären Intermedio-Ulnare (blau) hervorgehenden Skeletelementen gegenüberzustellen. Über die bezügliche Entwicklung der hinteren Extremität theilt er nichts mit; nach GOETTE's und STRASSER's Angaben verhält sie sich ähnlich der vorderen; auch hier darf man ein mit der ersten und zweiten Zehe verbundenes primäres Basale annehmen, und RABL trägt dem auch Folge, indem er die verschiedenen tarsalen Elemente mit den entsprechenden Farben illustriert. So gewinnen seine Figuren etwas Anschauliches und für seine Auffassung Einnehmendes.

Nichtsdestoweniger ist schon bei diesem elementaren Punkte Vorsicht anzurathen. Das erste ontogenetische Auftreten der Knorpel- und Knochenkerne im Skelet muss durchaus nicht immer dem phylogenetischen Entwicklungsgange derselben entsprechen, sondern die Zeitfolge wird hierbei ganz überwiegend durch die funktionellen Momente, durch die physiologische Dignität bestimmt. Wo ein Skelettheil zu höherer Selbständigkeit und Leistung herangezüchtet wurde, kann er beginnen, sich ontogenetisch früher zu centriren; wo er an selbständiger Leistung zurückblieb, kann er sich ontogenetisch später anlegen. Diese heterochronische Cänogenie wird wohl selbst von den größten Gegnern der Cänogenese nicht abgeleugnet. Die Verknorpelung und Verknöcherung der Walfischflosse z. B. geht andere zeitliche Wege als die der fissipeden Säugethier-Extremität. Die Verknöcherung der funktionell zu höherer Wirksamkeit herangebildeten Metacarpen (Metatarsen) und Phalangen setzt früher ein, als die der in ihren Leistungen mehr zurücktretenden Carpalia (Tarsalia), obwohl die letzteren als proximalere Abschnitte der Extremität ursprünglich den distaleren erstgenannten in der Entstehung vorausgingen, und mit dieser funktionellen und morphologischen Reduktion verbindet sich zugleich eine größere Variabilität der unbeständigeren Elemente.

Das sind elementare, bekannte Dinge, und sie finden auch Anwendung auf den vorliegenden Fall, wo die knorpelige Centrirung der beiden wichtigsten Zehen incl. Metacarpen und Metatarsen (mögen dieselben nun von Anfang an die beiden ersten gewesen oder es erst durch Reduktion der primordialen ersten geworden sein) mit ihrer

direkten Beziehung zu dem primären Basale auch diesem zu höherer funktioneller Dignität und frühestem Auftreten verhalf. Ich sage zunächst nicht, dass die RABL'sche Auffassung von vorn herein falsch ist, sondern fürs Erste nur, dass sie durchaus noch des Beweises bedarf.

Es ist wohl klar, dass die ontogenetische Untersuchung des Carpus der einen Species *Triton taeniatus* (verbunden mit einigen ergänzenden, aber nicht specieller mitgetheilten Beobachtungen an *Necturus*) nicht ausreicht, um die zahlreichen, selbst individuell ungleichmäßig variabel sich verhaltenden Carpen und Tarsen der verschiedenen Urodelen ausreichend zu beleuchten und aufzuklären, und erst recht nicht, um von da aus weitere bestimmte Schlüsse für die pentadactyle Extremität der Anuren, Sauropsiden und Mammalia zu ziehen, denn es wird doch Niemanden einfallen zu behaupten, dass die aussterbende und einigermaßen umgewandelte Urodelengruppe, die wir in lebenden Resten noch vor uns haben, den Vorfahren der Anuren und der amnioten Wirbelthiere direkt entspreche.

Im günstigsten Falle ist also RABL's Arbeit erst ein Versuch resp. der Anfang zu einem solchen. Die Homodynamie des primären Basale der vorderen und der hinteren Gliedmaße ist noch zu beweisen, und die Ontogenese der Carpen und Tarsen aller verschiedenen Urodelen ist erst noch zu studiren und mit derjenigen von *Triton* zu vergleichen. Zeichnet man die von RABL abgebildeten Tarsen und kolorirt man sie in anderer Weise, derart, dass das RABL'sche Tarsale III gelb und die tibial von ihm befindlichen Elemente also auch RABL's Basale roth markirt werden, so gelingt die Ableitung des Carpus unter Annahme einer Reduktion und kompletten ontogenetischen Unterdrückung der ersten Zehe gerade so gut, namentlich wenn man hierbei den vielfachen Verkümmierungen, Verschmelzungen und sekundären Theilungen Rechnung trägt, welche Carpus und Tarsus der Urodelen gemeinhin aufweisen¹. —

Werfen wir jetzt einige Blicke auf RABL's speciellere Betrachtung der einzelnen Carpi und Tarsi der Urodelen.

¹ Bei denjenigen Urodelen, deren hintere Extremität anstatt der üblichen Zahl von fünf Zehen deren nur vier darbietet (*Necturus*, *Batrachoseps*, *Salamandrina*, *Batrachyperus*, *Manculus* etc., cf. BAUR, 1888), gehen die Auffassungen der Autoren, ob hier primitive Bildungszustände oder Rückbildungen der ersten oder der fünften Zehe vorliegen, weit aus einander. Bei einem sehr alten *Cryptobranchus* mit vierzehiger hinterer Extremität konnte im Vergleich mit jüngeren Exemplaren direkt nachgewiesen werden, dass hier eine Reduktion der ersten Zehe vorlag (siehe auch BAUR, 1888, pag. 82). Vgl. außerdem auch GEGENBAUR (1898, pag. 527 f.).

Es ist bekannt, dass die Zahl, Größe und Lage derselben einem großen individuellen Wechsel unterworfen ist. Man weiß, dass z. B. der Carpus von *Cryptobranchus japonicus* zwischen sieben bis neun, der Tarsus zwischen acht bis elf Elementen schwanken kann¹, der Carpus und Tarsus von *Menopoma alleghaniense* zwischen fünf bis acht carpalen und acht bis zehn tarsalen Knorpeln, von *Amphiuma tridactylum* zwischen drei bis fünf carpalen und tarsalen Elementen, der Carpus von *Siren lacertina* zwischen vier bis sieben *Carpalia* etc. (weitere Zahlen und Angaben s. bei BAUR, 1888, pag. 58 f. und pag. 82). Und diese Schwankungen betreffen nicht nur die von RABL als später differenzierte Abkömmlinge des primären Radiale und primären Intermedio-Ulnare gedeuteten Elemente, sondern auch sein Basale primarium. Bei *Proteus* z. B. trägt das Basale vorwiegend oder fast ausschließlich den zweiten und dritten Metacarpus (GOETTE, BAUR, RABL), obwohl es der RABL'schen Theorie zufolge den ersten und zweiten Metacarpus tragen müsste, und ähnlich verhält sich die von BAUR abgebildete hintere Extremität von *Amphiuma tridactylum*, wo der erste Metatarsus das mit dem zweiten und dritten Metatarsus verbundene Basale nur minimal berührt.

Das passt RABL natürlich schlecht, und er hilft sich auch gegenüber allen diesen Unbotmäßigkeiten der Natur z. Th. mit der Erklärung, dass er sich zunächst an seine eigenen Untersuchungen halte (die freilich auch nicht ganz seiner Theorie gehorchen), dass dieses oder jenes Thier nach den (von seinen Angaben abweichenden) Beobachtungen anderer Autoren (z. B. GEGENBAUR's, GOETTE's und BAUR's) so oder so beschaffen sein »solle«, dass er diese oder jene Abbildung anderer Untersucher nicht verstehe oder nicht deuten könne (GOETTE, BAUR); auch, dass wohl ein Beobachtungsfehler vorliege (WIEDERSHEIM). Das Alles ist ja sehr anmuthig gesagt, es hilft aber den Leser nicht über die Empfindung hinweg, dass zahlreiche Beobachtungen von RABL und von Anderen z. Th. auch von ihm recht anerkannten Untersuchern² gemacht worden sind, die sich schlechterdings nicht mit der RABL'schen Theorie vereinigen lassen.

¹ Dazu kommt bei einem ganz alten, lange in Gefangenschaft gehaltenen Thiere noch eine Anzahl kleiner accessorischer Knorpel im Carpus und Tarsus (BAUR 1888, pag. 82).

² Z. B. GOETTE und BAUR, welchen Letzteren er 1896 (pag. XXVIII), da wo er ihn als Gewährsmann für sich gegen GÜPPERT ausspielt, als »einen der besten Kenner des Wirbelthierskeletes bezeichnet«.

Aber lediglich RABL's eigene Beobachtungen geben schon zu lebhaften Bedenken Anlass.

Nach RABL bietet Proteus den primitivsten Carpus dar, welcher mit seinen drei Carpalia zu dem ontogenetischen Triton-Stadium mit den drei primären Elementen in Parallele stehe. Dieser Carpus von Proteus ist von RABL auf Taf. XXIII, Fig. 2, das betreffende ontogenetische Triton-Stadium auf Taf. XXII, Fig. 5, und pag. 507, Textfig. 34 und das als wesentliches Resultat seiner bezüglichlichen Untersuchungen gewonnene Schema auf pag. 518, Textfig. 35 abgebildet. Alle vier Abbildungen lassen jedoch erhebliche Abweichungen von einander erkennen. Dem Schema zufolge trägt allein das primäre Basale die beiden ersten Metacarpen und Zehen und schiebt sich zwischen sie und das primitive Radiale und Intermedio-Ulnare ein; die ontogenetischen Abbildungen, namentlich Textfig. 34, zeigen eine auf die radio-proximale Ecke des Metacarpus I beschränkte Nachbarschaft der distalen Spitze des primären Radiale und eine ausgedehnte Berührung des primitiven Intermedio-Ulnare mit dem Metacarpus III, der ganz vorwiegend von diesem carpalen Element getragen wird; der Carpus von Proteus zeigt eine recht ausgedehnte Berührung des RABL'schen Homologon des primären Radiale mit dem Metacarpus I, und eine ausgiebige Verbindung des RABL'schen Homologon des primären Basale mit Metacarpus II und III, während das RABL'sche Homologon des primären Intermedio-Ulnare durch das Basale von dem Metacarpus III (mit dem es verbunden sein müsste) getrennt und fern gehalten wird. Für den unbefangenen Betrachter und Beurtheiler dieser Abbildungen kann kein Zweifel bestehen, dass die Hand von Proteus der RABL'schen Theorie durchaus widerstrebt und derselben nur den Thatsachen und der Wirklichkeit zum Trotz eingefügt werden kann. Weit mehr macht sie den Eindruck einer degenerativen, greisen Bildung als den einer jugendlichen, aufstrebenden.

Ob die ontogenetische Untersuchung von Proteus Licht verbreiten wird, lässt sich im Voraus nicht sagen; viel Vertrauen dafür habe ich nicht. Was WIEDERSHEIM (1892, pag. 199 f., Textfig. 31) über die Entwicklung mittheilt¹, lässt sich mit der RABL'schen Theorie

¹ Er beschreibt die Anlage von nur zwei tarsalen Elementen (anstatt der von RABL geforderten drei Primärknorpel) und ist der Ansicht, dass es sich bei Proteus um Verhältnisse handelt, bei welchen sich schon vor so langer Zeit eine regressive Richtung geltend machte, dass auch die Ontogenese davon in negativem Sinne beeinflusst wurde. Nach den Beobachtungen von WIEDERS-

schlechterdings nicht vereinigen und veranlasst deshalb auch RABL (1901, pag. 549), hier an einen Beobachtungsfehler zu glauben¹. Das ist leicht gesagt. Gegenbeobachtungen, die zugleich seine Theorie stützen könnten, werden von ihm nicht mitgeteilt, womit ich ihm keinen Vorwurf machen will, da Embryonen von *Proteus* schwer zu erlangen sind. Bekanntlich haben, was RABL nicht erwähnt, ZELLER (1889) und WIEDERSHEIM (1890) Angaben über die Körperform von *Proteus* gemacht und Abbildungen mitgeteilt, aus denen hervorgeht, dass die vordere Extremität auch bei *Proteus* in gewissen jungen Entwicklungsstadien relativ voluminöser ist, als bei dem ausgewachsenen Thiere², und dass die relative Rumpflänge während der Entwicklung ansehnlich zunimmt. Also wie bei *Lepidosiren* (s. oben pag. 205—207) Verhältnisse, die weit mehr einer Degeneration als Heranbildung der Extremität von *Proteus* das Wort reden.

Nächst *Proteus* bietet nach RABL *Amphiuma* (offenbar *A. tri-dactylum*) die am meisten primitive Form der Extremitäten der Urodelen dar. Wie schon mitgeteilt, schwankt sowohl der Carpus und Tarsus dieses Thieres zwischen drei bis fünf Skeletelementen (HYRTL, 1865, SHUFELDT, 1883, BAUR, RABL), wobei auch die einzelnen Knorpel in ihrer gegenseitigen Lage ungemein variiren. RABL hat drei Exemplare untersucht, giebt von zweien derselben die Körperlängen an (70 cm und 55 cm) und findet bei dem kleineren Exemplare (Fig. 5 und 6) vier, bei dem größeren (Fig. 3) nur drei tarsale Knorpel, — also Verhältnisse, die seiner Theorie (die doch bei dem kleineren und jüngeren Thiere weniger, bei dem größeren und älteren mehr Skeletelemente verlangt) direkt zuwiderlaufen und viel eher als Bestätigungen für einen hier sich abspielenden reductiven Process angesehen werden können. Möge er beweisen, dass das kleinere Exemplar das ältere, das größere das jüngere war! Auch sei an die Mittheilung von RYDER (1889) erinnert, der bereits bei 38 mm langen Larven die Extremitäten völlig ausgebildet und mit drei Zehen versehen fand.

HEIM, deren Richtigkeit zu beanstanden nur der Grund vorliegt, dass sie sich nicht in RABL's Theorie einpassen, ist jedenfalls die äußerste Vorsicht in der phylogenetischen Verwerthung ontogenetischer Befunde geboten.

¹ S. vor. Anm.

² Ich finde die Breite der vorderen Extremität von *Proteus*, den dorso-ventralen Durchmesser des Körpers an ihrer Abgangsstelle zu 100 gesetzt, bei einer 1,6 cm langen Larve (WIEDERSHEIM) zu 27%, bei einer Larve von 2,1 cm (ZELLER) zu 18% und bei einem ausgewachsenen Thiere von 22 cm Körperlänge zu 16%. Weitere Beobachtungen an mehr Material sind erwünscht.

Bereits diese wenigen Ausführungen dürften zur Genüge zeigen, wie es in Wirklichkeit mit RABL's mit so großer Sicherheit vorge-tragener Theorie steht¹. —

Oben (pag. 207) theilte ich schon mit, dass RABL (unter Verweis auf ZITTEL's Handbuch, 1887—1890) auch die Paläontologie kurz berücksichtigt, um jedoch zu finden, »dass uns die Paläontologie bisher keine Anhaltspunkte geliefert, welche uns in der Frage nach dem Ursprung des Chiropterygiums vorwärts bringen könnten. Vom Carpus und Tarsus der Stegocephalen ist wenig bekannt und, was die fossilen Perennibranchier betrifft, so wissen wir nicht einmal bestimmt, ob sie überhaupt Extremitäten besessen haben« (1901, pag. 500). Und an einer späteren Stelle (pag. 514 f.) führt er noch Einiges über die Zehenzahlen bei den Stegocephalen an, um zugleich jede Beweiskraft der bezüglichen Verhältnisse zu leugnen.

Auch ich bin kein unbedingter Lobredner der Paläontologie als ein für alle Fälle geltendes Beweismittel; ihre uns bisher bekannten Urkunden sind noch zu unvollständige. An der einen Stelle, wie z. B. in den oben (pag. 202 f.) wiedergegebenen Funden von MARSH über die Phylogenese der Equiden, leisten sie ganz Außerordentliches, an der anderen versagen sie mehr oder minder und enthalten, wie uns die Geschichte überzeugend genug dargethan, zugleich in sich die Gefahr, Denjenigen, der die Bedeutung der fossilen Reste nicht sorgfältig und kritisch genug an der Hand der Morphologie der lebenden Formen prüft und abwägt, auf diese oder jene falsche Bahn zu locken. Aber prüfen und ansehen müssen wir jedenfalls die von der Paläontologie dargebotenen Urkunden.

RABL theilt uns mit, dass wir von den fossilen Perennibranchiern nicht einmal bestimmt wissen, ob sie überhaupt Ex-

¹ Auch die relativen Größenverhältnisse zwischen Schultergürtel und Extremität sind der Annahme einer sekundären Reduktion der Gliedmaßen bei Siren, Amphiuma und Proteus weit günstiger als der die umgekehrte Entwicklungsrichtung behauptenden RABL'schen Theorie. Die größte sagittale Länge des Schultergürtels im ventralen Bereiche zu 100 gesetzt, fand ich die Länge des Humerus bei Salamandra zu 91%, bei Proteus zu 75%, bei Siren zu 63% und bei Amphiuma zu 58%, somit eine schnellere Abnahme des zur freien Extremität gehörenden Humerus als des Schultergürtels. Wenn diese Zahlen, die natürlich auch durch weitere Messungen vervollständigt werden müssen, auch nicht so schlagende sind wie die Verhältnisse bei den Reptilien, wo bei gewissen Vertretern die freie Extremität ganz verschwinden kann, ohne dass der Schultergürtel sich erheblich vermindert, so sprechen sie doch unverkennbar für die sekundäre Rückbildung der Extremität auch bei den Urodelen und gegen die RABL'sche Theorie.

tremitäten besessen haben. Seine Quelle für diesen Ausspruch ist ZITTEL's Handbuch (1888), das an der angegebenen Stelle (pag. 418) als einzig bekanntes fossiles perennibranchiates Genus *Orthophyia* aus dem miocänen Süßwasserkalk von Oeningen als eine durch einen schlangenartigen, fußlosen (?) Körper gekennzeichnete Form anführt. Danach, namentlich unter Berücksichtigung des ZITTEL'schen Fragezeichens, hat freilich RABL im buchstäblichen Sinne des Wortes Recht mit seiner Angabe, dass wir über die Extremitäten der fossilen Perennibranchier nichts Bestimmtes wissen. Dass er sich aber gerade diesen einzigen, schon nach seinem späten geologischen Auftreten nichts beweisenden, Perennibranchiaten aus der Reihe der sonst noch bekannten fossilen Urodelen aussucht, wo sich doch seine Untersuchungen über die Extremitäten der Urodelen und nicht bloß der Perennibranchiaten erstreckten und wo geologisch ältere Urodelen (z. B. der eocäne *Megalotriton*) mit hochentwickeltem Humerus und Femur wohl bekannt sind, ist jedenfalls eine besondere Art der Beweisführung. Mit demselben Rechte hätte er zum Beweise seiner Theorie einfach auf den Mangel der hinteren Extremität bei der lebenden *Siren lacertina* hinzeigen können, denn der zeitliche Unterschied zwischen dieser und *Orthophyia* ist im Vergleich zu dem gewaltigen geologischen Zeitraume, in welchem die wohl schon im Devon beginnende Entwicklung der Urodelen sich vollzog, fast verschwindend.

Dass die paläontologisch ältesten bekannten Tetrapoden, die paläozoischen *Stegocephalen*, Extremitäten darbieten, welche an Zahl der carpalen und tarsalen Elemente und an Zahl der Zehen und Phalangen den höchstentwickelten Gliedmaßen der lebenden Urodelen nicht nur gleichkommen, sondern sie noch übertreffen¹, wiegt

¹ Die Carpi und Tarsi sind bei den kleineren und primitiveren Formen (*Lepospondyli*) wegen ihrer ursprünglichen knorpeligen Beschaffenheit nicht mehr nachweisbar, doch weisen sehr oft die leeren Räume zwischen Vorderarm resp. Unterschenkel und den Metacarpen resp. Metatarsen auf eine einstmalige ansehnliche Ausbreitung der carpalen resp. tarsalen Elemente hin. Bei den größeren rhachitomen Vertretern sind sie dagegen zum Theil nachgewiesen 10 bis 11 carpale Elemente bei dem ausgewachsenen *Archegosaurus* (während jüngere Thiere entweder gar keine oder nur weniger *Carpalia* noch erkennen ließen, s. JÄKEL, 1896) und Eryops, 11—12 tarsale Elemente bei *Archegosaurus*). Die Zahl der Zehen beträgt bei den meisten darauf bekannten *Stegocephalen* vier an der Hand und fünf am Fuße, bei einigen und zwar gerade bei den kleinsten und am primitivsten gebauten *Lepospondyli* (z. B. der 2,3 cm langen Larve von *Seeleya*, sowie 2,5—13 cm langen Exemplaren von *Melanerpeton* und 20—50 cm langen *Keraterpeton*) fünf an den vorderen und hinteren Gliedmaßen, und bei diesen ist, so weit genauer bekannt, die Zahl der Phalangen an Hand

natürlich ungleich schwerer¹ und ist der RABL'schen Theorie äußerst verhängnisvoll, um nicht zu sagen letal. RABL wird dadurch in keiner Weise erschüttert und erklärt hinsichtlich jener mit fünf Zehen an der vorderen und hinteren Extremität versehenen lepospondylen Formen (betreffs deren genauerer Kenntnis ihm FRITSCH und ZITTEL's ausgezeichnetes aber natürlich das Detail nicht erschöpfendes und bezüglich der Amphibien bereits 1888 veröffentlichtes Werk die einzigen Quellen zu sein scheinen) unentwegt (pag. 514 f.): »Nun weisen aber, wie ich freilich hier nicht näher ausführen kann, zahlreiche Thatsachen der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie darauf hin, dass nicht diese« (d. h. die lepospondylen Stegocephalen), »sondern Formen mit rhachitomen oder embolomeren Wirbeln die ursprünglicheren und älteren Formen vorstellen. Aber selbst, wenn dies nicht der Fall wäre, läge in dem vereinzeltten Auftreten von fünf Zehen an den vorderen Extremitäten um so weniger ein Grund zur Annahme, dass auch die Vorfahren der Amphibien fünf Zehen besessen

(Melanerpeton) und Fuß (Amphibamus, Pelosaurus, Melanerpeton, Branchiosaurus) durchweg größer (2, 2, 3, 4, 3) als bei lebenden Urodelen, bei welchen das höchste bisher beobachtete Maximum für die Hand 2, 2, 3, 2 und für den Fuß 2, 2, 3, 4, 2 resp. 2, 2, 3, 3, 2 beträgt. Auch fußlose Formen sind unter den Stegocephalen gefunden worden, jedoch bisher keine solchen mit einer, zwei und drei Zehen. — Indessen will ich nicht unterlassen, auf die bekannten Fußspuren (Ichniten) wenigstens hinzuweisen, die zum Theil Stegocephalen zugeschrieben werden und die vom oberen Devon bis zur Trias beobachtet worden sind. Dieselben werden groß und klein, vier- und fünfzehig und, wenn man die fragmentarischen Spuren mitrechnet, auch nur zwei- bis dreizehig gefunden. Wer unter diesen Spuren recht hübsch aussucht, auch die fragmentarischen dabei nicht vergisst und die amphibischen und reptilischen Formen ohne Kritik zusammenwirft, kann sich eine paläontologische Reihe zurecht machen, die mit zwei- bis dreizehigen Formen (hintere Gliedmaße) im Devon (Thinopus, MARSH) beginnt, zu drei- bis fünfzehigen in der Kohle (Nanopus mit drei Zehen vorn und vier hinten, Limnopus mit vier vorn und fünf hinten, Hylopus, Sauropus, Allopus und Baropus mit vier bis fünf vorn und hinten) und dem Perm (Saurichnites, GEINITZ, Ichnium, PABST) ansteigt und in der Trias meist fünfzehige (aber auch mit dreizehigen gemischte) Formen (Chirotherium, KAUP u. A.) erreichen. Wie weit diese zum Theil durch erhebliche Größe gekennzeichneten Spuren zu Amphibien oder zu Reptilien gehören, ist freilich eine andere Frage. Jedenfalls wird die eigentliche Forschung an diese unvollkommenen Abdrücke der äußeren Formen der nur den Boden berührenden Zehentheile keine Schlüsse von morphologischer Tragweite knüpfen (vgl. außer ZITTEL, 1888, namentlich auch MARSH, 1894, 1896).

¹ Darauf hat schon KLAATSCH in der an RABL's Bonner Vortrag anknüpfenden Diskussion (Verh. der Anat. Ges. 1901 pag. 12) aufmerksam gemacht.

haben müssen, als wohl kein Zweifel darüber bestehen kann, dass sich die Stegocephalen schon weit von den Urformen der dactylopoden Wirbelthiere entfernt hatten.«

Von einer solchen Art der Beweisführung kann man nur sagen, dass sie der Wahrheit Faustschläge versetzt und an Stelle von klar und zweifellos erkannten Verhältnissen mit neuen willkürlichen, irrtümlichen, unbewiesenen und unbeweisbaren Angaben und Behauptungen kommt¹.

Den oben (pag. 214) citirten Ausspruch RABL's (1901, pag. 500) bestätige ich mit dem modificirenden Zusatze, dass uns die Paläontologie bisher keine Anhaltspunkte geliefert hat, welche uns in der Frage nach dem Ursprung des Chiropterygiums im Sinne der RABL'schen Theorie vorwärts bringen könnten.

Der Leser wird sich nach diesen Darlegungen ein Urtheil nicht allein über den Werth der von RABL vorgetragenen Theorie, sondern auch über die Zuverlässigkeit und Unbefangenheit seiner Forschungsmethode bilden können.

Es bedarf nach dem Vorliegenden keiner besonderen Versicherung, dass ich mich zu der neuen Lehre RABL's nicht bekennen kann und dass ich ihr zunächst noch die Archipterygiumtheorie GEGENBAUR's vorziehe, wenn diese auch teste RABL »zu einer Schulmeinung herabgesunken ist, der nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma irgend einer gläubigen Sekte«.

¹ Wie von den hervorragendsten Anatomen und Paläontologen dargethan worden, zeigen die kleinen Lepospondyli nach Körpergröße, Verhalten der Wirbelsäule und Bau ihrer Zähne die einfachsten Verhältnisse und stehen unter allen Stegocephalen den lebenden Urodelen bez. deren Jugendformen relativ am nächsten; auch finden sie sich nur im Carbon und Rothliegenden. Die zum Theil die Größe von einigen Metern erreichenden Rhachitomi und Embolomeri hingegen erweisen sich nach dem Bau ihrer sehr complicirten Zähne und ihrer mehrfachen, an ganoide Verhältnisse erinnernden Wirbelcentren als durchaus specialisirte, von den Anfängen der Stegocephalen und der Urodelen möglichst weit entfernte und einseitige Richtungen gebende Zweige der Stegocephalen; ihre Reste sind bis in den Anfang der Trias gefunden worden. RABL stellt diese natürlichen Verhältnisse, weil die Lepospondyli mit ihren fünf Zehen an der Hand und ihren zahlreicheren Phalangen mit seiner Theorie unvereinbar sind, gerade auf den Kopf und stempelt die Rhachitomi und Embolomeri, deren Vierzahl der Zehen an der vorderen Extremität harmloser ist, zu »ursprünglicheren und älteren« Formen, wobei ihn freilich auch trotzdem das Verhängnis erreicht, dass auch hier — wie ihm wohl unbekannt war — Carpi und Tarsi gefunden wurden (vgl. Anm. 1 auf pag. 215), welche die der am höchsten stehenden lebenden Urodelen doch noch an Zahl übertrafen.

6. Rabl's Leistungen als Systematiker und Genealog.

Bereits in den vorhergehenden Ausführungen haben wir RABL als Systematiker kennen und würdigen gelernt.

Auf Grund seiner cänogenetischen Anschauungen über die Genese des Skeletes der paarigen Flossen der Knorpelfische und der von ihm übernommenen und z. Th. bestätigten Befunde der Entwicklung der Ceratodusflosse und des Chiropterygium kommt er dazu, eine ganz künstliche tiefgehende und unüberbrückbare¹ Kluft zwischen den Knorpelfischen auf der einen Seite und den Dipnoern, Amphibien und Amnioten auf der anderen Seite zu statuieren (s. oben pag. 193 f.). Den Xenacanthiden aber (deren genealogische Stellung als Selachier, die in mancher Beziehung nach den Dipnoern hin tendiren, bei der überwiegenden Zahl der Systematiker als gesichert gilt) kann er zufolge seiner morphologischen und systematischen Anschauungen keinen rechten Platz anweisen: eine Zwischenstellung zwischen Selachiern und Dipnoern macht die tiefe von ihm gezogene Kluft unmöglich; in dieselbe kann er sie auch nicht versenken. So müssen denn diese carbonischen und dyassischen Selachier nach Art verwunschener Geister ein ruheloses Hin- und Herschweben zwischen Selachiern und Dipnoern führen, bis es der RABL'schen Wissenschaft gelingen wird, zur wahren Erkenntnis ihrer paarigen Flossen zu kommen; ob dies jemals geschehen werde, erscheint mehr als zweifelhaft, da nach RABL nur die Ontogenese diese Erkenntnis gewähren kann, die Gelegenheit zu ontogenetischen Untersuchungen an diesen seit vielen Millionen von Jahren ausgestorbenen Thieren aber nicht gerade mit Wahrscheinlichkeit erwartet werden darf².

Innerhalb eines engeren Gebietes bewegten sich RABL's systematische und genealogische Ansichten über die einzelnen Abtheilungen der Stegocephalen. Die rhachitomen und embolomeren Stegocephalen sind für ihn gegenüber den lepospondylen die ursprünglicheren und älteren Formen. Bereits oben (pag. 217, Anm. 1) habe ich zu diesen systematischen Aufklärungen das Nöthige gesagt.

Von größerer Ausdehnung ist die genealogische Ausführung, die auf pag. 488—491 von ihm gegeben wird.

¹ Abgesehen von der durch Lepidosiren gegebenen Nothbrücke.

² Unmöglich ist es ja nicht, dass — ähnlich wie z. B. die nicht mehr lebend erwarteten Chlamydoselachus und Ceratodus — auch lebende Relikte von Xenacanthiden noch einmal gefunden werden.

Hier beginnt er damit, die Hauptschwierigkeit hervorzuheben, »dass wir über die Stammverwandtschaft der niederen gnathostomen Wirbelthiere nichts, rein gar nichts wissen«, und fährt nach kurzen Bemerkungen über die Mangelhaftigkeit und Unbeständigkeit der verschiedenen bezüglich systematischen Hypothesen fort: »Wir wissen nicht einmal, wie sich die Holocephalen zu den Selachiern stellen, ja sogar, welche der beiden Gruppen der letzteren, die Haie oder die Rochen, die ursprünglichere ist.« Und erst die Klasse der Ganoiden sei seit JOHANNES MÜLLER's Definition, die schon KNER für fehlerhaft erklärt habe, zu der Rumpelkammer der Ichthyologen geworden; es wäre in der That das Beste, sie »ganz aufzulösen und daraus eben so viele Klassen oder Ordnungen zu bilden, als man heute Familien unterscheidet«. Dazu komme noch unsere Unwissenheit in Betreff der Stellung der Amphibien. »Weder die vergleichende Anatomie, noch die Entwicklungsgeschichte haben bisher auf diese Fragen eine befriedigende Antwort zu geben vermocht. Jedenfalls haben sie nicht das geleistet, was von ihnen erwartet worden ist. Und doch scheint mir bei richtiger Beurtheilung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen die Antwort nicht allzu fern zu liegen.« Diese richtige Beurtheilung wird nun ausgeführt. Die Wesenheit der Organismen beherrsche ihre Entwicklung und nach dem Grade der Übereinstimmung der einzelnen Entwicklungseinheiten sei der Grad der natürlichen Verwandtschaft zweier oder mehrerer Thierformen zu beurtheilen. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wolle er nur eine Thatsache erwähnen, die in dieser Hinsicht von großer Wichtigkeit zu sein scheine: Bei der Entwicklung der Brust- und Bauchflosse des Störs wüchsen von fünf Myotomen je eine Muskelknospe (Primärknospe) in die Flossen hinein, bei den Selachiern dagegen von sehr viel mehr Myotomen je zwei Primärknospen. »Es kann daher keine vollkommene Homologie zwischen den Knorpelstrahlen einer Störflosse und denjenigen einer Selachierflosse bestehen.« Darin spreche sich, wie in zahlreichen anderen Punkten die Eigenart des Baues und der Entwicklung der beiderlei Flossen aus. »Solche und viele ähnliche Thatsachen weisen darauf hin, dass die Störe nicht, wie GEGENBAUR und Andere annehmen, von selachierähnlichen Vorfahren abstammen, sondern sie scheinen vielmehr mit großer Bestimmtheit darauf hinzudeuten, dass Selachier und Störe getrennt und unabhängig von einander von Formen ihren Ursprung genommen haben, die zwar schon eine Seitenfalte besaßen, bei denen

sich aber noch keine Muskulatur und kein Skelet in dieser Falte entwickelt hatten.«

In diesen Ausführungen RABL's ist nicht genau ersichtlich, ob er mit dem Dictum, dass wir über die Stammesverwandtschaften der niederen gnathostomen Wirbelthiere nichts, rein gar nichts wissen (pag. 488), den Standpunkt seines speciellen Wissens oder überhaupt die bisherigen Kenntnise charakterisiren will. Bedeutet das »wir« den Pluralis modestiae, so muss ich RABL's eigenen Versicherungen wohl Glauben schenken; will er damit censiren, was man bisher auf diesem Gebiete erarbeitet und errungen hat, so malt er offenbar viel zu sehr Grau in Grau. So schlimm steht es nicht mit den Resultaten der Arbeit so vieler hervorragenden Geister, die hier thätig waren.

Halten wir uns aber an den hoffnungsreicheren Theil von RABL's systematischen Fragen, an das, was er selbst an positiver Arbeit geleistet und dem Stande unserer Kenntnis zugefügt hat.

Da begegnen wir dem Ausspruch (pag. 489), dass die Klasse der Ganoiden, die seit JOHANNES MÜLLER's Definition zur Rumpelkammer der Ichthyologen geworden sei, aufzulösen und in den bisher angenommenen Familien entsprechende Klassen oder Ordnungen aufzulösen sei. Dieser Gedanke enthält, cum grano salis, Gutes und Wahres, aber er ist in keiner Weise neu. Um von anderen Morphologen und Zoologen zu schweigen, so sei nur daran erinnert, dass der von ihm so vielgeschmähte GEGENBAUR bereits seit 1870 (pag. 578) fast in jeder die Ganoiden berührenden Veröffentlichung darauf hingewiesen und nachgewiesen hat, wie sehr entfernt stehende und außerordentlich von einander abweichende Elemente die Abtheilung der Ganoiden in sich beherberge, dass den Crossopterygiern eine eigene außerhalb der Ganoiden befindliche Stellung anzuweisen sei und dass sie jedenfalls den Stören, Lepidosteinen und Amiaden viel ferner ständen als den Dipnoern (1894, pag. 154), dass er in der Vergleichenden Anatomie bei der Behandlung des Kopfskeletes, der Extremitäten und anderer Organe die Knorpelganoiden für sich (§ 109), die Knochenganoiden (excl. die Crossopterygier) mit den Teleostiern (§ 110, 111) und die Crossopterygier wieder von den übrigen Ganoiden abgetrennt (§ 112) und mehr den Dipnoern genähert behandelt hat (1898, pag. 339 f., pag. 469 f. u. v. a. O.). RABL rennt somit im buchstäblichen Sinne des Wortes die bereits von GEGENBAUR — den er aber hier mit keinem Worte erwähnt — geöffneten Thüren ein, er rennt aber zugleich weit über das Ziel hinaus; indem er ohne jede Ein-

schränkung die bisher angenommenen Familien derselben, also auch die Acipenseriden und Polyodontiden, sowie die Lepidosteiden und Amiaden, zu selbständigen Ordnungen und selbst Klassen (!) erhoben wissen will.

Weiter aber behandelt er die gegenseitige Stellung der Störe zu den Selachiern, die nach seiner Angabe GEGENBAUR und Andere von selachierähnlichen Vorfahren abstammen ließen, die aber auf Grund des abweichenden Verhaltens der die Brustflossen versorgenden Muskelknospen und wegen »vieler ähnlicher Thatsachen«, über die er sich nicht weiter äußert, nicht von solchen, sondern mit den Selachiern von Urformen mit einer noch nicht mit Muskulatur und Skelet versehenen Seitenfalte abstammten (pag. 490, 491).

Es ist richtig, dass GEGENBAUR die Störe von Urformen abstammen lässt, welche im Allgemeinen den tiefststehenden Gnathostomen, d. h. den Selachiern, entsprechen und als selachierähnlich bezeichnet werden können. Dabei ist aber hervorzuheben, dass GEGENBAUR wohl in jungen Jahren (1870, pag. 578) die Störe von den Selachiern sich abzweigen ließ, dass er aber im Laufe seiner weiteren Untersuchungen, die so großes Licht verbreiteten, mehr und mehr auf die großen zwischen beiden Abtheilungen bestehenden Differenzen hinwies. Im Jahre 1887 (Occipitalregion) sagt er mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit (pag. 13—15), dass im Cranium der Störe die denkbar größten Verschiedenheiten von dem der Selachier bestehen, dass man ersteres dem der Teleostier viel näher stellen müsse als dem der Haie und dass er hoffe, die große Entfernung der Störe von den Selachiern klar gemacht zu haben, 1895 (pag. 19) bemerkt er selbst, dass die Lösung des Schultergürtels vom Kopfe bei den Selachiern gegenüber den anderen Fischen (wo der Zusammenhang mit dem Kopfe besteht) einen sekundären Befund repräsentire, und in der Vergleichenden Anatomie (1898) hebt er an zahlreichen Stellen die großen und principiellen Differenzen hervor, welche die Störe und Selachier trennen, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass diese oder jene Organanlage Beider auch größere Ähnlichkeit darbietet und die eine von der anderen ableitbar erscheint. Viel richtiger, als dies RABL thut, ist GEGENBAUR's Thätigkeit in dieser genealogischen Frage dahin zu präcisiren, dass namentlich er uns die beträchtlichen Differenzen zwischen den Selachiern und Stören erschlossen hat und für die große Entfernung Beider eingetreten ist. Und im gleichen Sinne haben sich auch seine Schüler DAVIDOFF, KLAATSCH und BRAUS geäußert und ihre diesbezüglichen Anschauungen

in Stammbäumen und Schemata zum nicht missverständlichen Ausdrucke gebracht. DAVIDOFF (1880, pag. 467) lässt von Urognathostomen zwei separate Hauptäste abgehen, von denen der eine die Störe, der andere die Selachier mit den übrigen Fischen repräsentirt. KLAATSCH (1893, pag. 181) nimmt gleichfalls zwei Hauptäste an und lässt aus dem einen die Selachier, Holocephalen und Dipnoer, aus dem anderen Acipenser, Lepidosteus, die Teleostier und die Cyclostomen sich abzweigen. BRAUS (1900, pag. 287) endlich giebt drei sehr früh sich theilende Äste an, von denen der erstere die Selachier, der zweite die ganz früh in zahlreiche Seitenzweige divergirenden Ganoiden und Teleostier, der dritte die Dipnoer und Tetrapoden hervorgehen lässt. Also auch bei diesen drei Schülern GEGENBAUR's nirgends eine Ableitung von Selachiern oder von Thieren, welche den jetzt lebenden Selachiern gleichen.

Und wie steht es mit RABL's bezüglichlichen systematischen Anschauungen?

Im Jahre 1889 — also neun Jahre nach DAVIDOFF und zwei Jahre nach dem Erscheinen von GEGENBAUR's Occipitalregion — bildet er auf Grund der Dotter- und Furchungsverhältnisse einen Stammbaum (Schema) ab (pag. 157; pag. 45 der Separatausgabe), in welchem die Ganoiden die direkten und unmittelbaren Abkömmlinge der Selachier (die ihrerseits wieder von den Cyclostomen abstammen sollen) bilden und fügt hinzu (pag. 157, 158 resp. 45, 46): »Man kann nun allerdings den Einwand erheben, dass die Thatfachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte nicht nothwendig in phylogenetischem Sinne gedeutet werden müssen, dass, mit anderen Worten z. B. . . .¹ die Eier derjenigen Selachier, welche die Vorfahren der Ganoiden waren, nicht nothwendig wie die Eier der heute lebenden Selachier einen großen Nahrungsdotter und eine partielle Furchung gehabt haben müssen etc. Man kann diesen Einwand erheben, aber man kann ihn nicht beweisen.« RABL hat also 1889², nachdem GEGEN-

¹ Der weggelassene Passus bezieht sich auf die Amphibien.

² Das Schema von 1889 hat RABL übrigens nicht lange festgehalten, denn bereits in seiner Veröffentlichung von 1892B giebt er bei der Besprechung des Rumpfskeletes, insbesondere der Rippen, ein anderes (pag. 114), in welchem er die Selachier und Holocephalen von dem einen, die verschiedenen Ganoiden, Teleostier, Dipnoer, Crossopterygier und Amphibien von dem anderen Aste abstammen lässt, wobei er die Crossopterygier und Amphibien von einer gemeinsamen Wurzel ableitet, aber als weitere Variante (pag. 115) zufügt, dass die Amphibien möglicherweise auch von dipnoer-ähnlichen Vorfahren hergeleitet werden könnten. Jetzt (1901, pag. 494 und pag. 547 Anm. 32) erklärt er wieder

BAUR bereits zwei Jahre zuvor die fundamentalen Differenzen zwischen den Stören und Selachiern nachgewiesen hatte, die Ganoiden noch von alten Selachiern abgeleitet, hat das aber jetzt (1901, pag. 490), wo er GEGENBAUR die Ableitung der Störe von selachierähnlichen Vorfahren vorwirft, wieder verschwiegen oder vergessen.

Was nun die Methode RABL's anlangt, aus dem spezifischen Verhalten dieser oder jener ontogenetischen Vorgänge systematische Schlüsse zu ziehen, so ist dieselbe eben so wenig neu, wie RABL's diesbezügliche allgemeinere Anschauungen (1900, 1901), über die ich mich bereits oben (pag. 164, 165) geäußert habe. Ich brauche hierbei bloß an die Eintheilung der Wirbelthiere auf Grund des Verhaltens des Dotters und der Furchung ihrer Eier oder auf Grund ihrer Eihüllen zu erinnern. Die so gewonnenen Differentialmerkmale haben, einzeln genommen, innerhalb bescheidener und genau geprüfter Grenzen, so zu sagen als accessorische Differentialmerkmale zweiten Ranges, gewiss ihren Werth; es ist aber eine erhebliche Überschätzung seiner eigenen Methode, wenn RABL (pag. 490) ihnen eine große Wichtigkeit zuschreibt und darin vielleicht die Lösung der von ihm zuvor erhobenen systematischen Fragen zu finden glaubt.

Hinsichtlich der von RABL angegebenen specielleren Differenzen zwischen der Muskelknospenbildung für die Brustflosse (auf die er sich beschränkt) der Selachier und des Störs, A) große Zahl bei den Selachiern, auf fünf definirte Zahl bei dem Stör, B) je zwei primäre Muskelknospen in jedem Myomer bei den Selachiern und nur eine bei dem Stör, ist zu bemerken: Ad A: 1) dass selbstverständlich größere Flossen (Extremitäten) von mehr Myotomen Muskelmaterial erhalten müssen als kleinere und dass man bei der Durchführung dieses Principes innerhalb vieler engen Abtheilungen tiefe Trennungen vornehmen müsste, 2) dass SALENSKY (1899, pag. 179 f.) bei dem (dem Störe nahe verwandten) Sterlet nicht nur sechs in die Brustflosse dauernd eingehende, sondern auch, ähnlich wie bei den Selachiern, eine Anzahl auf sie folgende caudalwärts abortirende Muskelknospen fand. Ad B: 1) dass bei den Selachiern neben den am weitesten verbreiteten typischen bigemmalen Myomeren auch solche mit nur einer Primärknospe vorkommen (BRAUS, 1899, pag. 532, 611), 2) dass nach

seine Annahme näherer Beziehungen zwischen den Amphibien und Crossopterygiern für unthunlich und hält, durch SEMON's Argumente belehrt, die Abstammung der Dipnoer und Amphibien aus einer gemeinsamen Urform — also eine neue Variante — für sehr wahrscheinlich. Somit vier verschiedene genealogische Anschauungen in 12 Jahren.

SALENSKY (1899, pag. 180 f.) die zuerst einfach auftretenden Primärknospen des Sterlets sich später (nach der Theilung in Sekundärknospen) auch in je zwei einem Myomer entsprechende Muskeln theilen, somit hier im Vergleich zu den Selachiern keine absolute Differenz, sondern nur eine heterochronische Verschiebung existirt. Bis RABL diese Angaben nicht widerlegt hat — weder der Arbeit von BRAUS noch der von SALENSKY wird überhaupt von ihm Erwähnung gethan —, darf man festhalten, dass sicher zwischen Selachiern und Acipenseriden erhebliche Unterschiede bestehen (GEGENBAUR), dass aber gerade die von RABL hier angeführten in der Muskelversorgung der Brustflosse keine durchgreifende Bedeutung besitzen.

Eine Urform, von der sowohl Selachier wie Knorpelganoiden Ausgang genommen haben, ist von zahlreichen Autoren angenommen worden. Die specieller von ihm definirte, die eine der Muskulatur und des Skeletes entbehrende Seitenfalte besessen habe (pag. 491), lebt aber nur in seiner Phantasie und hat in Wirklichkeit niemals existirt.

7. Zusammenfassung¹.

Nach den vorhergehenden Ausführungen (pag. 145—224) ist nicht zweifelhaft, dass hier eine Schrift RABL's vorliegt, die in aggressiver Polemik und in der Herabsetzung der Arbeiten einer anderen Richtung ein nicht gewöhnliches Maß erreicht. GEGENBAUR, den wir gewohnt sind als einen unserer ersten und verdientesten Morphologen zu verehren, erfährt hier eine Behandlung, wie sie nicht einmal dem jüngsten und geringsten Anfänger zu Theil zu werden pflegt. Ich will die Fülle der gänzlich unbewiesenen Schmähungen, die RABL vorbringt, nicht wiederholen, sondern verweise auf meine bezügliche Zusammenstellung und Analyse derselben (pag. 147—160). Zudem äußern sich dieselben ganz spontan, denn meines Wissens ist ihnen in GEGENBAUR's Schriften an keiner Stelle ein Angriff auf RABL vorausgegangen. Es handelt sich somit bei unserem Autor entweder um eine frische und fröhliche Rauflust oder um eine fromme und heilige Begeisterung, die in GEGENBAUR den Vertreter einer gemeingefährlichen Irrlehre beseitigen will.

¹ Die in diesem Abschnitte angeführten Seitenzahlen zum Belege des Gesagten beziehen sich durchweg auf die vorhergehenden Kapitel dieser Schrift, in welchen sich die genaueren Verweise auf RABL's Abhandlungen finden.

Damit verbindet sich bei RABL eine nicht gewöhnliche Selbstschätzung seiner Methode und seiner Leistungen (pag. 160—164). Gegenüber der »an Gedanken mehr und mehr verarmten« vergleichenden Anatomie »schreitet die Entwicklungsgeschichte«, seine Wissenschaft, »rüstig und jugendfrisch vorwärts«. »Während physiologische und entwicklungsgeschichtliche Erwägungen« bei GEGENBAUR und seiner Schule »wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle spielen« oder, wenn vorgebracht, »gewöhnlich der Art sind, dass es besser wäre, wenn sie gar nicht zu Papiere gebracht worden wären«, verhält es sich mit RABL's auf die Physiologie und Entwicklungsgeschichte gegründeten bezüglichen Hypothesen und Arbeiten ganz anders: diese sind im Stande, »eine ganze Reihe von Erscheinungen, für die wir bisher keine Erklärung hatten, unserem Verständnisse näher zu bringen«, und eröffnen ein »entwicklungsmechanisches Problem von der höchsten Bedeutung«. Seine Beobachtungen und Untersuchungen, denen bekanntlich von recht vielen Seiten mehrfache und nicht geringe Ungenauigkeiten, Lücken und Fehler nachgewiesen worden sind (pag. 123, 166—169)¹, scheinen für ihn eine höhere Vollkommenheit und Genauigkeit als die anderer bewährter Arbeiter zu besitzen; im Gebiete des Carpus und Tarsus z. B. konnte seiner Ansicht nach »von einer strengeren Beweisführung so lange nicht die Rede sein, als die erste Entwicklung des Skelets und der Bau des Carpus und Tarsus nicht genauer untersucht waren«.

Diese Vereinigung von Herabsetzung und Schmähung fremder Leistungen, Rauflust und kräftiger Selbstschätzung ergibt ein einheitliches psychologisches Bild, das jedoch an sich kein Hindernis für wissenschaftliche Tüchtigkeit abgibt. Man kann dabei ein zuverlässiger und bedeutender Forscher sein.

Ernster wird die Sache, wenn diese Eigenschaften verhindern, ein klares und den Forderungen einer gerechten Beurtheilung entsprechendes Bild zu geben. Ich glaube sub 1 (pag. 146—159) den Nachweis geliefert zu haben, dass dies RABL thatsächlich mit seiner

¹ Ausdrücklich möchte ich hervorheben, dass ich dessenungeachtet der Genauigkeit der RABL'schen Untersuchungen und der Schönheit seiner Präparate gern meine Anerkennung entgegenbringe. Dass andere Untersucher diese oder jene Beobachtung von ihm als mangelhaft befanden, thut seiner Bedeutung als eines unserer sorgfältigsten embryologischen Arbeiter keinen Eintrag. Irrren ist menschlich, und auch die größte Sorgfalt schützt nicht vor wiederholten Irrthümern, denen freilich gemeinhin die gute Wirkung zugeschrieben wird, heilsame Corrigentien betreffs der eigenen Werthschätzung zu sein.

historisch-kritischen Darstellung resp. seinen diesbezüglichen Bemerkungen passirt ist. Diese Darstellung ist theilweise sehr unvollständig, indem sie über wichtige neuere Arbeiten auf dem speciell vorliegenden Gebiete, namentlich über solche, deren Beobachtungen und Schlüsse denen RABL's nicht günstig sind, fast oder ganz stillschweigend hinweggeht (pag. 147, 148, 149, 191, 220, 223, 224), und damit bei dem minder Orientirten den Eindruck erweckt, als ob RABL uns hier neue Lichter gegeben habe¹ und als ob seine Gegner nicht im Stande gewesen seien, seinen Beobachtungen und Behauptungen etwas zu entgegnen; theilweise giebt sie die bezügliche Litteratur in einer Weise wieder, welche als eine getreue Reproduktion nicht angesprochen werden kann (pag. 91 f., 152—159). Dabei werden, um die vermeintlichen Thorheiten der Gegner recht offenbar zu machen, von unserem Schriftsteller Urtheile gefällt und Vergleichen herangezogen, so unzutreffend und von so eigenartigen morphologischen Anschauungen ausgehend (pag. 142 f., 146 f., 179), dass man nur in seinem Interesse beklagen kann, dass etwas Derartiges von ihm gesagt wurde.

Dies betrifft den Text. Aber auch die Reproduktion der Abbildungen ist nicht vorwurfsfrei. Auch in der vorliegenden Abhandlung findet sich die ungenaue Wiedergabe der Abbildung eines anderen Autors, obwohl RABL aus seiner bekannten Kopie der VAN WIJHE'schen Figur hätte lernen können (pag. 187, Anm. 2).

RABL's diesbezügliche historisch-kritische Darstellung giebt somit in wesentlichen Stücken ein lückenhaftes und entstelltes Bild dieses Theiles der morphologischen Wissenschaft. Den Leser auf die direkte Kenntnissnahme der GEGENBAUR'schen Darstellung zu verweisen und das reine, unverfälschte Urbild seiner Arbeit und Lehre aus dem sie umspinnenden Mythos herauszuschälen, war mir eine Aufgabe, auf die mich eben so sehr mein Streben nach historischer Wahrheit, als meine Pflicht als ältester Schüler des großen Mannes hinwies.

Selbstverständlich liegt mir mit dem Angeführten nichts ferner, als RABL auch nur den Schatten einer bewussten Fälschung zuzu-

¹ In dieser Wiederholung alter Wahrheiten im Gewande der Neuheit leistet RABL Erhebliches. Aus einem schon von BAER mitgetheilten Satze über die von der specifischen Wesenheit des Organismus beherrschte Entwicklung derselben wird eine Kette selbstverständlicher und altbekannter Thesen abgeleitet (pag. 164, 165); auf dem Gebiete der Systematik werden wiederholt offene Thüren ingerannt (pag. 220, 223).

trauen. Den absoluten Glauben an seine bona fides halte ich fest. Er hat aber GEGENBAUR arg missverstanden, sei es, dass er ihn zu leicht taxirte und zu flüchtig las, sei es, dass er zu große Schwierigkeiten fand, in die gewiss nicht immer leicht dargestellten Gedankengänge dieses gedankenreichen und tief sinnigen Autors einzudringen, sei es, dass Verblendung und Leidenschaft ihn zu seinen Äußerungen trieben. In mancher Hinsicht gemahnt seine Behandlung GEGENBAUR's und seiner Schriften an die Thätigkeit eines unbarmherzigen Fanatikers, der über klassische Kunstwerke gerieth.

RABL räumt mit Recht physiologischen Erwägungen eine wichtige Rolle ein. Das haben auch GEGENBAUR und seine Schüler gethan (pag. 153 Anm. 1), wenn auch RABL deren bezügliche Leistungen im Vergleiche zu den seinigen sehr gering bewerthet (pag. 87, 152). Was er indessen selbst über die Funktion der paarigen Flossen mittheilt, ist ein mageres und mit der Wirklichkeit nach verschiedenen Richtungen hin kollidirendes Excerpt, das hinter den von ihm benutzten Arbeiten von STRASSER, GÜNTHER u. A. erheblich zurücksteht (pag. 185). Gerade die Rochen, die in der Seitenfaltentheorie eine so wichtige Rolle spielen und von gewissen Vertretern derselben als die primitivsten Selachier vorgeführt werden — RABL lässt offen, ob sie oder die Haie höher stehen, bezieht sich aber zum Nachweise der ersten Anlage des Brustflossenskeletes gerade auf Torpedo — zeigen sich der RABL'schen Flossen-Physiologie gegenüber absolut widerspenstig. Wenn RABL mit seinen diesbezüglichen Behauptungen einen physiologischen Untergrund für die Seitenfaltentheorie geschaffen zu haben glaubt (pag. 190), oder wenn er damit seinen Anspruch als physiologischer Schriftsteller besseren Ranges beweisen will, so werden ihm darin wohl die Wenigsten zustimmen.

Aber nicht bloß in diesem Punkte, sondern auch in anderen kommt RABL zu Äußerungen, in denen ich gegenüber denjenigen früherer Autoren, mögen dieselben nun von ihm angeführt werden oder nicht, einen Fortschritt nicht erkennen kann. Dabei geschieht, dass er, z. Th. durch gesperrten Druck von ihm hervorgehobene neue Wahrheiten mittheilt, die im Wesentlichen schon lange bekannt sind (pag. 164, 165, 220, 223), oder dass er behauptet, dass die jetzt von ihm behandelte Frage zuvor nicht behandelt worden sei, obwohl sie erst vor wenigen Jahren eine recht ausführliche und, wie ich meine, auch glückliche Besprechung fand (pag. 191 f.).

RABL's Anschauungen über den Bau und die Entstehung der

paarigen Extremitäten bewegen sich im Gebiete der Seitenfaltentheorie. Die Seitenfalten erstreckten sich zuerst in der Art von Fallschirmen als passive kontinuierliche Flossensäume von dem Ende der Kiemenregion bis zur Analgegend und erhielten danach zur Sicherung ihrer Funktion eine Unterstützung durch Muskulatur und Skelet, welche von dem hinteren und von dem vorderen Ende der Seitenfalte beginnend zugleich zu einer Sonderung derselben in die Brust- und Bauchflosse resp. die vordere und hintere Gliedmaße führte, indem der mittlere, nicht von Muskulatur und Skelet versorgte Theil des Flossensaumes sich zurückbildete. Die Muskulatur entstammt — wie man bekanntlich seit mehr als 100 Jahren weiß und wie wohl Niemand bezweifelt — von der spinalen Rumpfmuskulatur. Das Skelet wird nach RABL von der Muskulatur aufgebaut, und hier macht derselbe zugleich einen tiefgehenden Unterschied, indem er für die Strahlen der paarigen Flossen der Selachier und Knorpelganoiden (von den Knochenfischen handelt er nicht) eine metamere Anlage und einen metameren Bau behauptet, das Knorpelskelet der Dipnoerflosse (auf Grund von SEMON's ontogenetischen Nachweisen) und der Extremität der tetrapoden Wirbelthiere (auf Grund altbekannter embryologischer Arbeiten) von einem sich successive mehr und mehr verzweigenden Strahl ableitet. Zur Begründung seiner Behauptung einer von den beiden Enden der Seitenflosse beginnenden Muskularisirung und Skeletisirung der Gliedmaßen werden von ihm eingehende Angaben über die Skeletverhältnisse der Brust- und Bauchflossen der Selachier, Holocephalen und Knorpelganoiden gemacht; eben so wird die allmähliche Entwicklung der Urodelen-Extremität von einer oligaktinoten zur pentaktinoten durch die Parallelen der oligaktinoten Gliedmaßen von Proteus, Amphiuma und Siren erläutert.

In erster Linie stützt sich RABL, wie er uns mittheilt, auf die Thatsachen, mit denen uns die Entwicklungsgeschichte bekannt gemacht hat. Diese kennt nach ihm auch keine Cänogenien, keine Fälschungen. »Nie und nirgends hat es eine Fälschung der phylogenetischen Urkunde gegeben«, »es kann in der Entwicklung eines Organismus keine Cänogenese geben, man müsste denn als solche jene Störungen in dem normalen Ablauf der Erscheinungen bezeichnen wollen, welche zu Missbildungen führen« (pag. 162). Und da RABL GEGENBAUR und der GEGENBAUR'schen Schule vorwirft, einmal, dass bei ihr entwicklungsgeschichtliche Erwägungen, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle spielen oder derart sind, dass sie

besser gar nicht zu Papier gebracht worden wären, dann, dass sie gemeinhin zu dem abgebrauchten Mittel der Cänogenese greife und dass man in den letzten Jahren oft genug erfahren habe, »wie leichtfertig und willkürlich mit dem Begriff der Cänogenese gewirthschaftet wird und wie man damit im Handumdrehen jeder entwicklungsgeschichtlichen Thatsache ihre Bedeutung und Beweiskraft nehmen kann«, — so ist natürlich der gutgläubige Leser überzeugt, dass bei RABL nach so sicheren Behauptungen etwas Derartiges nicht möglich ist.

Die Lektüre der RABL'schen Schrift erweist indessen das Gegentheil.

Es ist schon seit BALFOUR bekannt, dass das Skelet der paarigen Selachierflosse sich — gerade so wie dasjenige der Extremität der Dipnoer und Amphibien — in allen seinen Theilen und mit dem Gürtelskelet als Continuum anlegt und erst danach gliedert; RABL gehört selbst zu denjenigen Autoren, welche gegenüber anders lautenden Angaben die kontinuierliche embryonale Anlage der paarigen Selachierflosse durch gute und genaue Untersuchungen bestätigt haben. Nichtsdestoweniger behauptet er, im direkten Widerspruche zu seinen eigenen ontogenetischen Beobachtungen, eine metamere Anlage dieser Flosse; der GEGENBAUR'schen Schule aber, die den Thatsachen der Ontogenese genau Rechnung tragend für die ursprüngliche Kontinuität des Gliedmaßenskeletes (ohne Unterschied, ob es sich hierbei um die Flosse der Knorpelfische oder Dipnoer oder die Extremität der Amphibien und Amnioten handelt) eingetreten ist, hält er vor, dass ihre Tendenz, die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte für die Archipterygiumtheorie zu verwerthen, — »den Thatsachen direkt ins Gesicht schlage« (pag. 177—179)¹.

Von einzelnen Ontogenetikern wurde angegeben, dass bei Selachierembryonen, insbesondere bei Rochen, von Anfang an eine kontinuierliche von dem hinteren Kiemenbereiche bis zur Analgegend sich erstreckende Seitenleiste sich finde, und diese vermeintliche

¹ Ich hebe hier, um nicht missverstanden zu werden, nochmals hervor, dass mir die absolute Sicherheit des bezüglichen, von der GEGENBAUR'schen Schule hier übernommenen ontogenetischen Beweises nicht über jeden Zweifel erhaben erscheint, und dass überhaupt die von der embryologischen Untersuchung dargebotenen Materialien hinsichtlich ihrer Beweiskraft betreffend die Phylogenese stets einer eingehenden Untersuchung bedürfen (vgl. pag. 179, Anm. 1). Selbstverständlich stehe ich aber der von RABL im vorliegenden Falle angewendeten cänogenetischen Methode so fern als möglich.

Beobachtung galt als eine Hauptstütze der Seitenfaltentheorie. RABL selbst hat den von Anderen bestätigten Nachweis geliefert, dass diese Seitenleiste selbst bei den Rochen (Torpedo) von Anfang an nicht kontinuierlich aufträte, sondern erst später sich schließe, und BRAUS hat dann eingehend dargethan, dass dieselbe überhaupt kein konstantes einheitliches Gebilde darstellt, sondern eine durchaus wechselnde und aus den immer differenten Anlagen der Brust- und Bauchflosse sich zusammensetzende Bildung repräsentirt. Man weiß aber ferner, dass die vorderen und hinteren Gliedmaßen der Dipnoer und Amphibien sich in der Ontogenese völlig getrennt und weit von einander entfernt anlegen und dass zwischen ihnen zu keiner embryonalen oder larvalen Zeit auch nur die leiseste Andeutung einer Seitenleiste beobachtet werden kann. Genau diesen ontogenetischen Befunden entsprechend hat die GEGENBAUR'sche Schule der ontogenetischen Seitenleiste von Torpedo nur eine sekundäre Bedeutung beigemessen und in ihr nicht die Rekapitulation eines ursprünglich zusammenhängenden phylogenetischen Vorläufers der beiden Flossen gefunden. RABL dagegen lässt, wieder im Gegensatz zu den ontogenetischen Thatsachen, nicht nur die Gliedmaßen der Fische, sondern auch die der Dipnoer und Daktylopoden in ihrer Entstehung an die kontinuierlichen Seitenfalten anknüpfen und entwirft auch ein Schema von den gemeinsamen Vorfahren der beiden letzteren, auf dem eine lange und breite Seitenfalte zwischen vorderer und hinterer Extremität abgebildet ist (pag. 181—183).

Ich gebe dem Leser anheim, ob irgendwo von GEGENBAUR und seiner Schule eine diesen beiden Cänogenesen ebenbürtige aufgestellt worden ist.

RABL's Annahme von der metameren Anlage und dem metameren Bau des Skeletes der paarigen Fischflosse — von ihm als vollkommen sicher stehende, nicht dem geringsten Zweifel unterliegende Thatsache angegeben — liegt die bereits 1884 von DOHRN ausgesprochene Meinung zu Grunde, dass, weil die Muskeln und Nerven derselben metamerische Gebilde darstellen, darum auch das mit diesen verbundene Skelet metamerscher Natur sein müsse, denn nach RABL bauen sich die Muskeln das Skelet auf. Für diese einseitigen und den Thatsachen nicht entsprechenden Behauptungen wird indessen nicht der Schatten eines Beweises gegeben (pag. 175 f.). RABL nimmt vornehmlich Ausgang von der ontogenetischen Entwicklung der Flossen von Torpedo, die ihm bereits vor zehn Jahren eine sehr sorgfältige, seither aber durch Anderer Arbeiten überholte

und von ihm zu nicht berechtigten Verallgemeinerungen verwendete Bearbeitung verdankt. MOLLIER und BRAUS hatten eine wesentliche Lücke seiner Untersuchungen (Muskelgeflechte und Ausbildung der polyneuren und dysmetameren Mm. radiales, welche Vorgänge RABL ganz übersehen hatte) nachgewiesen (pag. 167 f., 176); und BRAUS hatte zugleich dargethan, dass die mit der Radientstehung zeitlich ungefähr zusammenfallende Ausbildung dieser Muskeln, selbst bei Annahme einer primären Konkordanz zwischen Muskulatur und Skelet (Torpedo), verbiete, die Radien als metamere Gebilde zu betrachten, dass aber bei anderen, gewiss nicht höher stehenden Selachiern (Spinax) eine primäre Diskrepanz zwischen Mm. radiales und Radien bestehe, die erst nach und nach zu einer Konkordanz sich ausbilde (pag. 168), sowie, dass die RABL'sche Formel den wirklich zu beobachtenden Verhältnissen weder bei Haien noch bei Rochen entspreche (pag. 166, 167).

RABL hat, wie seine jetzige Arbeit zeigt, aus diesen Untersuchungen und Darlegungen nicht viel gelernt. BRAUS' vorläufige Angaben auf dem Anatomenkongresse in Kiel gaben ihm Gelegenheit zu persönlichen und die Sache nicht treffenden Bemerkungen (pag. 146 f., 168 f.); dessen ausführliche 1899 erschienene Arbeit mit allen ihren einzelnen Nachweisen wird gänzlich von ihm ignoriert. Nach wie vor aber wird die Metamerie der Anlage und des Baues des Skeletes der paarigen Flosse der Knorpelfische als feststehende Thatsache von RABL aufgeführt. Dies hindert ihn aber nicht, in der gleichen Veröffentlichung — im Anschluss an die von SEMON gegebenen ontogenetischen Nachweise und zugleich in Übereinstimmung mit den Lehren der GEGENBAUR'schen Schule — bei der Ceratodusflosse für den nicht metameren Bau des Skeletes einzutreten, obwohl deren Muskulatur gerade so wie bei Selachiern und Knorpelganoiden einer Anzahl spinaler Rumpfmymomeren entstammt (pag. 192—194).

Nach RABL baut also bei den Knorpelfischen die metamere Muskulatur ein metameres Skelet auf, bei den Dipnoern und den Vorfahren der Amphibien und Amnioten dagegen entsteht im Verbande mit der metameren Muskulatur ein nicht metameres Skelet. »Gerade die Entwicklungsgeschichte und nur diese hat uns ein Verständnis dieser verschiedenen Flossenformen eröffnet«, fügt er hinzu. Auch hier befindet er sich im Konflikte mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, nicht bezüglich der Extremität der Dipnoer und Tetrapoden, wo er dem von der GEGENBAUR'schen Schule begangenen Wege folgt, wohl aber hinsichtlich der Flosse der

Knorpelfische, wo er im Widerspruche mit BALFOUR's, MOLLIER's und seinen eigenen Beobachtungen für die metamere Flossenanlage eintritt.

BALFOUR hatte ferner bei *Scyllium* die Anlage des Flossenskeletes als einen an der Hinterseite des Brust- oder Beckengürtels hervorsprossenden kontinuierlichen Streifen beschrieben, der sich in eine Platte fortsetzt und danach die Radien abgliedert (pag. 177). Diese Angabe ist meines Wissens bisher von Niemand widerlegt, das Kontinuierliche in der Anlage des Flossenskeletes selbst von RABL und MOLLIER bestätigt worden. RABL jedoch behauptet jetzt, wie es scheint vornehmlich auf MOLLIER's Beobachtungen an *Torpedo* fußend, dass die jüngste bisher beobachtete Anlage des Brustflossenskeletes sich nicht auf die Verbindungsstelle mit dem Schultergürtel beschränke, sondern über die ganze Anlage der Flossenbasis erstrecke. Ob nun dieses bisher beobachtete jüngste Stadium von *Torpedo* wirklich den ersten Anfang der ontogenetischen Skeletanlage wiedergibt, bleibe dahingestellt; jedenfalls aber entspricht das MOLLIER'sche Bild dieser ersten Anlage nicht RABL's Behauptung, indem hier die Anlage des Propterygium sich noch in den ersten Anfängen befindet, um erst in späteren Entwicklungsstufen sich zur ganzen Anlage der Flossenbasis auszubilden (pag. 180). Weiterhin hat aber E. RUGE, dem eine lückenlose Reihe von *Spinax*-Embryonen zur Verfügung stand, BALFOUR's Angabe bestätigend und vervollkommnend, gezeigt, dass die erste Anlage des Brustflossenskeletes aus dem Schultergürtel als warzenförmiger Stummel in das Flossenmesenchym hineinwächst und sich erst danach weiter ausdehnt (pag. 181).

Die genauere ontogenetische Untersuchung zeigt somit bei Selachiern (BALFOUR, E. RUGE)¹ wie bei *Ceratodus* (SEMON) übereinstimmend ein Hervorsprossen der Flossenskeletanlage aus dem bereits vorhandenen Gürtel in Gestalt eines zunächst ganz kurzen und erst danach sich ausdehnenden kontinuierlichen prochondralen Stummels oder Streifens, der weiterhin sich sekundär in seine einzelnen Elemente sondert und zugleich vom Gürtel abgliedert. RABL liegt zunächst die Aufgabe ob, die bisherigen Befunde über die ontogenetische Entwicklung des Flossenskeletes der Selachier zu widerlegen, ehe er daran denken kann, seine Meinung von der funda-

¹ Das gilt zunächst für die Haie (*Scyllium*, *Spinax*). Bei den Rochen (*Torpedo*) scheint sich die sehr vergrößerte Brustflosse von Anfang an in größerem Umfange anzulegen, jedoch nicht in der ganzen Ausdehnung ihrer Basis, wie RABL aus MOLLIER's Abbildungen herauszulesen glaubte (pag. 180).

mentalenen Differenz der verschiedenen Flossenformen mit einiger Aussicht auf Erfolg zu vertreten.

Die mitgetheilten embryologischen Befunde zeigen, dass das Skelet der Brustflosse bei Selachiern und Dipnoern, eben so aber auch bei anderen darauf untersuchten Gnathostomen aus dem Schultergürtel hervorsprosst und erst danach sich von ihm abgliedert. Das Brustflossenskelet erweist sich sonach auch ontogenetisch als ein Abkömmling des Schultergürtels, der früher da ist als das Brustflossenskelet, und damit, in ontogenetischem wie phylogenetischem Sinne, sich als von höherer Bedeutung erweist als das letztere (pag. 180, 181). Mit gutem Grunde haben darum GEGENBAUR und seine Schule gerade auf ihn mit so viel Nachdruck hingewiesen und ihn in seinem homodynamen Verhalten zum Kiemenbogenskelet zum wahren Ausgange der Extremitätenfrage gemacht. Was danach mit dem Flossenskelete — zum Theil, aber nicht allein, unter dem Einflusse der spinalen Muskulatur, welche die vom Schultergürtel ausgehende ursprüngliche Anlage wohl sehr erheblich vergrößern und mannigfach differenziren, aber nicht aufbauen kann (pag. 175 f.) — geschieht, ist die Fortsetzung der Extremitätenfrage, ontogenetisch wie phylogenetisch.

Die Seitenfaltentheoretiker, die der Ableitung des Schultergürtels von einem primordialen Kiemenbogen theils zustimmten, theils sie abwiesen, haben den Schwerpunkt ihrer Untersuchungen auf die spätere Entwicklungsphase d. h. die Entwicklung der Flosse resp. der freien Extremität verlegt, wobei sie sich weniger um den innigen Verband mit dem Schultergürtel kümmerten, z. Th. sogar — im Widerspruch mit den ontogenetischen Thatsachen — eine Abgliederung des Schultergürtels von dem Skelete der freien Gliedmaße oder eine sekundäre Verbindung beider behaupteten (pag. 177 f.). Für RABL scheint in seiner letzten Veröffentlichung der Schultergürtel als integrierender Theil der Extremitätenfrage gar nicht zu existiren (pag. 178, 190). Er beschäftigt sich nur mit der freien Gliedmaße, ohne sich anscheinend irgend welche Sorgen um die Beziehungen derselben zu dem Gürtel zu machen; seine über den eigentlichen Ausgang der Extremität mit völligem Stillschweigen hinweggehende Behandlung der Extremitätenfrage kann somit höchstens als ein späteres Kapitel dieser Frage gelten. Dass er danach aber sagt, »dass die« (von ihm im Gegensatze zu den ontogenetischen Verhältnissen behauptete) »Thatsache der metameren Anlage der Selachier- und Knorpelganoiden-Flosse allein genügt, um der Kiemen-

bogen-Archipterygium-Theorie GEGENBAUR's jeden Boden zu entziehen«, zeigt allein schon zur Genüge, wie enge Grenzen er sich in dieser ganzen Frage gezogen hat (pag. 181, 182).

Neu ist RABL's Erklärung der Thatsache, dass gerade zwei, nicht mehr und nicht weniger, Paar Flossen resp. Gliedmaßen, die vordere am vorderen, die hintere am hinteren Ende der Seitenfalte sich ausbildeten (pag. 185 f.). Die Frage der Vierzahl der paarigen Extremitäten an sich ist nicht neu; sie ist u. A. auch von JAEKEL, einem Anhänger der Archipterygiumtheorie, 1896 recht ausführlich erörtert worden, wenn auch RABL erklärt, dass seit v. DAVIDOFF's diesbezüglichen Bemerkungen (1880) von ihr nicht mehr die Rede gewesen sei (pag. 191, 192).

RABL's Idee ist jedoch ein Versuch auf imaginärer morphologischer und ontogenetischer Grundlage (Seitenfalte); aber auch in physiologischer Hinsicht wirkt sie nicht überzeugend (pag. 190).

Wie steht es aber mit den von ihm speciell herangezogenen Beweismitteln?

Da wird zuerst die bekannte invertirte (um ca. 180° gegen einander gedrehte) Stellung der Brust- und Bauchflosse des *Ceratodus* und anderer Dipnoer mit nach RABL ähnlichen Verhältnissen an den paarigen Flossen der Selachier, Holocephalen und Knorpelganoiden in Verbindung gebracht. In Wirklichkeit handelt es sich hier um ganz verschiedene, unvergleichbare Dinge: bei den Dipnoern um eine Rotation der Flosse um ihre Achse, bei den angegebenen Knorpelfischen um eine ungleiche Entwicklung der rostralen oder caudalen Radien der Flosse (pag. 186, 188).

Zu diesem ersten Irrthum gesellt sich ein zweiter, indem zum Nachweise der ungleichen Ausbildung der Brustflosse und der Bauchflosse der Knorpelfische sowohl die eine höhere wie die eine tiefere Differenzierungsstufe des Skeletes bekundenden Erscheinungen sämtlich zum Nachweise einer höheren Entwicklung des caudalen Bereiches der Brustflosse verwendet werden (pag. 186 f.). In Wirklichkeit zeigt das Skelet der Brustflosse gerade so wie das der Bauchflosse die höhere Ausbildung im rostralen und mittleren Bereiche (pag. 187, 188) und damit harmonirt auch der Gang seiner Ontogenese (pag. 189), sowie die Entwicklungsfolge der Muskelknospen, die ja nach RABL das Skelet aufbauen sollen und deren von vorn nach hinten successive fortschreitendes ontogenetisches Auftreten er selbst früher angegeben hatte (pag. 189).

Die Kette der Irrthümer ist aber damit noch nicht zu Ende. Nach

dem RABL'schen Bemühen, am Skelet der Brustflosse eine höhere Entwicklung des caudalen, an der Bauchflosse des rostralen Theiles nachzuweisen, erwartet wohl Jedermann, dass auch der von ihm auf die Phylogenese der paarigen Flossen gezogene Schluss eine frühere Entwicklung des caudalen Abschnittes der Brustflosse und des rostralen der Bauchflosse ergeben werde; RABL dagegen gewährt dem Leser die Überraschung, dass er, gerade umgekehrt zu seinen Prämissen, eine frühere und höhere phylogenetische Ausbildung des vorderen Theiles der Brustflosse und des hinteren der Bauchflosse behauptet und in einer nicht missverständlichen schematischen Abbildung illustriert (pag. 189). Dabei aber wirft er GEGENBAUR Fehler in der Methode, selbst Fehler gegen die eigene bisher befolgte Methode vor.

GEGENBAUR hatte betreffend die Entwicklung der paarigen Extremitäten in der Reihe der Gnathostomen entsprechend den gegenseitigen Verwandtschaften derselben ein einheitliches, zusammenhängendes Bild entworfen, das gewiss in diesem oder jenem Detail modificirt werden kann, aber als Großes und Ganzes wohl bestehen wird und eines Jeden neidlose Bewunderung verdient. RABL findet darin nur den Ausfluss »der zünftigen Weisheit einer Schule« und charakterisirt die von GEGENBAUR inaugurierte gegenseitige Beziehung von Chiropterygium und Archipterygium als einen Glaubensartikel und etwas zu einer Schulmeinung Herabgesunkenes, dem »nicht mehr Werth und Bedeutung zukommt, als dem Dogma irgend einer gläubigen Sekte«. Dabei sieht und fühlt er aber gar nicht, dass, um seine Theorien und Beweisführungen annehmen zu können, ein unendlich höherer Glaube verlangt wird.

GEGENBAUR's Darstellungen und diejenigen seiner Schule sind durchdrungen von der Erkenntnis des natürlichen Zusammenhanges, wie ihn Ontogenese und vergleichende Anatomie dem, der sehen will, klar vor Augen stellen: die in ihrem Ausgange bei allen Gnathostomen (Fischen, Dipnoern und Tetrapoden) ganz kleine und einfache Form der paarigen Extremität entfaltet sich zum biserialen Archipterygium, das je nach der Lebensweise dieser oder jener Wirbelthierabtheilung entweder zu der in numerischer Beziehung complicirt und mannigfaltig gebauten, progressive aber auch regressive Bildungsvorgänge in sich vereinigenden polyaktinoten Flosse¹

¹ Es braucht nicht weiter hervorgehoben zu werden, dass es hierbei bei Ganoiden und Teleostiern zu ganz erheblichen Reduktionen kommen kann. Das Alles hat GEGENBAUR schon seit Langem klargestellt.

oder zu der weniger Elemente, diese aber in theilweise höherer Differenzirung zur Ausbildung bringenden oligaktinoten freien Extremität der Daktylopoden entfaltet; beide Extreme werden durch den einfachen Anfang und durch das beiden Ausgang gebende Archipterygium verbunden.

RABL scheidet hingegen principiell zwischen dem von ihm als metamerer Gebilde angesprochenen (in Wirklichkeit aber nur scheinbar, d. h. in ihrem Ausgange nicht metameren) Flossenskelet der Knorpelfische und dem nicht metameren Extremitätenskelet der Dipnoer und Tetrapoden, kommt aber durch diese künstliche Scheidung und Spaltung der Gliedmaßenformen mit den natürlichen Verhältnissen bezüglich der Brustflosse der Xenacanthidae in schlimmen Konflikt, der von ihm dahin entschieden wird, dass die (in ihrer systematischen Stellung wohlerkannten und gesicherten) Xenacanthidae je nach der Ontogenese oder Auffassung ihres Brustflossenskeletes entweder zu den Selachiern oder zu den Dipnoern gehören (pag. 194, 195, 218).

Mit besonderer Sorgfalt wird von RABL die Ontogenese der Extremität der Urodelen (Triton, Necturus), insbesondere ihres Carpus, verfolgt und mit den fertigen carpalen und tarsalen Bildungen zahlreicher Urodelen mit gut ausgebildeten und verkümmerten Extremitäten verglichen (pag. 207 ff.). Diese ontogenetische Untersuchung knüpft an die bewährten Arbeiten von STRASSER und GOETTE an und verdient hinsichtlich des rein deskriptiven Theiles jede Anerkennung. Nicht das Gleiche kann jedoch von seiner »strengerer Beweisführung«, von seinen Schlussfolgerungen gesagt werden (pag. 209 ff.). Hier wird einmal, was ihm übrigens wegen der Schwierigkeit in der Beschaffung des Materials durchaus nicht vorgeworfen werden soll, aber doch nach der RABL'schen Arbeitsmethode für die wirkliche strengere Beweisführung nöthig war, von der Ontogenese der zwei- bis dreizehigen Extremitäten (Proteus, Amphiuma) abgesehen¹. Dann aber werden jene reducirten, greisenhaften Formen wie Proteus, Amphiuma, Siren, trotz ihres verlängerten Körpers und trotz der verhältnismäßig guten (im Vergleiche zur freien Extremität selbst mehr als bei den vier- und fünfzehigen Thieren ausgedehnten) Entwicklung des

¹ Auch sachlich halte ich diese Unterlassung nicht für schwerwiegend, da ich nicht glaube, dass die Ontogenese der betreffenden Extremitäten von Proteus, Amphiuma und Siren uns erheblich mehr Aufklärung über einen einstmaligen größeren Zehenreichtum gewähren wird, als z. B. die Ontogenese der Gliedmaßen des Pferdes (pag. 202 f., 212 f.).

Schultergürtels und unter gänzlicher Ignorirung aller der lehrreichen Analoga, die uns die Fische, Amphibien, Reptilien und Säugethiere mit verkümmerten oder einseitig differenzirten Extremitäten in so reichem Maße darbieten (pag. 201—205, 206 f.), als die jugendlichen Repräsentanten der Anfangsstadien in der Gliedmaßenentwicklung angesprochen (pag. 212 f.)¹, wobei es zu paläontologischen Exkursionen kommt, hinsichtlich deren ich auf meinen speciellen Text verweise (pag. 214—217).

Auch die GEGENBAUR'sche Schule nimmt, wie schon angegeben, bei allen diesen Abtheilungen ganz einfache phylogenetische Anfänge der Extremitäten an, die mit Formen wie bei *Lepidosiren*, *Proteus*, *Amphiuma* etc. eine ganz und gar allgemeine und oberflächliche Ähnlichkeit dargeboten haben mögen; sie ist aber nicht in der Lage, diese degenerativen, am Ende der Entwicklung angekommenen Formen mit jenen Ausgang gebenden Jugendstadien früherer phylogenetischer Perioden zu parallelisiren. Ein Greis, der durch Rückbildung seiner Leistungsfähigkeit in mancher Hinsicht auf das Niveau eines Kindes zurücksinkt, ist dadurch noch kein Kind geworden.

Zahlreiche andere Details, polemischer oder lehrhafter Natur, durchziehen die Darstellung RABL's, namentlich auch verschiedene systematische Aussprüche, die theils neu und nicht wahr, theils wahr aber nicht neu sind und RABL als Systematiker zeigen (pag. 194, 195, 216, 217, 218—224). Bezüglich dieser Punkte verweise ich gleichfalls auf die in den entsprechenden Abschnitten meiner Erwiderung gegebenen Einzelbesprechungen.

Die vorstehende Analyse der RABL'schen »Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten« ergab eine durch zahlreiche Herabsetzungen und Entstellungen der wissenschaftlichen Leistungen anderer Untersucher eben so sehr wie durch ein kräftiges Maß von Selbstbewusstsein und Werthschätzung der eigenen Produktionen gekennzeichnete Veröffentlichung dieses Autors. Unbewiesene und zu einem nicht geringen Theile unrichtige Behauptungen werden mit einer Sicherheit als Thatsachen vorgetragen, die einen mit der vorliegenden Materie nicht Bekannten wohl bethören, aber vor der

¹ Ähnlich verfährt RABL mit den lebenden Dipnoern, wo er anstatt der absteigenden Reihe *Ceratodus*, *Protopterus amphibius*, *Pr. annectens* und *Lepidosiren* die mit *Lepidosiren* beginnende und mit *Ceratodus* endende aufsteigende Reihe annimmt (pag. 205, 206).

Macht der Wahrheit nicht bestehen kann. Dazu kommt, geradezu charakteristisch für RABL, eine Logik, die recht oft zu einem den vorausgehenden Beobachtungen und Prämissen diametral entgegengesetzten Schlusse gelangt¹.

Der Versuch, GEGENBAUR, seine Schule und seine Lehre zu stürzen, scheint mir misslungen zu sein. GEGENBAUR ist nicht kleiner durch denselben geworden. Ob aber RABL mit seinem neuesten Opus sich und der Wissenschaft einen Dienst erwiesen hat, das überlasse ich getrost dem Urtheile des Lesers.

Es ist mir nicht leicht geworden, gegen einen Mann, dem unsere Wissenschaft viele sorgfältige Beobachtungen und schöne Funde verdankt und dessen Verdienste ich stets gern und freudig anerkennen werde, eine scharfe und zum Theil persönliche Eigenschaften berührende Abfertigung wie die vorliegende zu schreiben. Der ungewöhnlich aggressive und mit der wissenschaftlichen Wahrheit nicht zu vereinigende Charakter und sonstige Gehalt seiner Schrift zwang mich aber dazu. Hier galt es, auf eine wohl alles bisher Dagewesene übertreffende Provokation zu antworten und gegenüber persönlicher Leidenschaft der Sache zu dienen.

Schlusswort.

Ich möchte diese Abhandlung nicht beschließen, ohne einige Bemerkungen zuzufügen, welche — wenn sie auch von Polemik und Vertheidigung gegen Angriffe nicht frei sind — doch die Absicht haben, dem Frieden, der Versöhnung und dem Zusammenarbeiten der verschiedenen Richtungen der Morphologie und Biologie zu dienen. Auch einige Äußerungen DOHRN's in seiner letzten, 21. Studie (1901) geben mir hierzu Anlass.

Alle wissenschaftliche Arbeit strebt dem gemeinsamen Ziele der Erforschung der Wahrheit und der Bereicherung und Erhöhung unserer Erkenntnis und Glückseligkeit zu. Diesem näher zu kommen, giebt es viele Wege, viele Arbeitsmethoden, und in jeder höher ausgebildeten Wissenschaft muss eine Arbeitstheilung stattfinden, derart dass jeder Mitarbeiter das Ziel und alle dahin führenden Wege im Auge behält, dass er aber seine beste Kraft auf die Begehung eines

¹ Ich verweise namentlich auf pag. 158, Anm. 1, 179, 180, 182, 187, 188 und 213.

Weges, auf die höhere Ausbildung seiner speciellen Arbeitsrichtung concentrirt. Für die Behandlung großer morphologischer und biologischer Fragen wird sonach der eine Arbeiter die vergleichend-anatomische, der andere die embryologische, ein dritter die physiologische, ein vierter die entwicklungs-mechanische Methode und Richtung etc. mehr in den Vordergrund stellen und kultiviren. Jede Methode und Richtung verdient Achtung und Anerkennung, wenn sie mit Ernst, Treue, Sorgfalt und mit Gedanken arbeitet und wenn sie zu guten Ergebnissen gelangt; alle Richtungen sollen sich vereinigen, und wenn jede in ihrem Gebiete möglichst Vollendetes leistet, so müssen sie sich schließlich am gemeinsamen Ziele treffen und finden.

Vollendete Leistungen sind aber Ideale, die nur die Wenigsten erreichen. Eine Fülle von Irrthümern haftet der menschlichen Arbeit an, und darum widersprechen sich die Ergebnisse der verschiedenen Arbeiter sowohl auf den gleichen Wegen, namentlich aber derer auf verschiedenen Wegen. Dieser Verschiedenheit der Leistungen entspricht die verschiedene Werthschätzung derselben, und oft wurden hierbei aus der speciellen Arbeit der einzelnen Untersucher nicht immer berechnete Schlüsse auf den allgemeinen Werth der verschiedenen Methoden und Forschungsrichtungen gezogen. Damit verbunden sich häufig allzu subjektive Auffassungen in der Beurtheilung der eigenen und der fremden Leistungen und Methoden, unberechtigte Ansprüche, sowie Missverständnisse der mannigfaltigsten Art, — und an Stelle des erwünschten nur der Sache dienenden Zusammenarbeitens der verschiedenen Richtungen erstand nicht selten ein leidenschaftlicher, persönlichen Gefühlen allzusehr Rechnung tragender Kampf derselben gegen einander und ein mitunter recht unerquickliches gegenseitiges Abwägen ihrer Leistungsfähigkeit, das sich in einzelnen Fällen bis zur ausschließlichen Anpreisung der eigenen und bis zur Verdammung der anderen Richtungen und Methoden steigerte.

In dieser Hinsicht ist von Vertretern wohl aller Richtungen gesündigt worden, von den einen mehr, von den anderen weniger. Auch meine Person will ich von Schuld nicht freisprechen.

GEGENBAUR begann seine Thätigkeit sowohl in der vergleichend-anatomischen wie in der entwicklungsgeschichtlichen Richtung, wandte sich aber im weiteren Verlaufe derselben mehr und mehr der vergleichend-anatomischen resp. vergleichend-morphologischen zu, ohne jemals die entwicklungsgeschichtliche zu vernachlässigen; in seinen Arbeiten räumte er den physiologischen Korrelationen zugleich eine

sehr wichtige Bedeutung ein. In seinen Monographien, Lehrbüchern und in besonderen dieser Materie gewidmeten Aufsätzen hat er zugleich zu wiederholten Malen über den Umfang und die Grenzen der Leistungsfähigkeit dieser einzelnen Disciplinen gehandelt und dabei Direktiven für ein gedeihliches Arbeiten mitgetheilt. Seine Schriften geben von seiner Werthschätzung der Entwicklungsgeschichte und Physiologie Kenntnis; hinsichtlich der letzteren hat sich dieselbe im Laufe der Jahre noch gesteigert; das Gleiche gilt für die Entwicklungsmechanik. Aber seiner hervorragenden Begabung und seinem durch ein ungewöhnlich reiches, umfassendes Wissen geschärften Blicke entging nicht, dass die einzelne Richtung nicht Alles leisten könne. Er sah genau, wo sie versagte, und namentlich gegen die nicht durch genügende Leistungen gestützten Prätensionen dieses oder jenes Vertreters der jungen entwicklungsgeschichtlichen Richtung hat er sich wiederholt, z. Th. in scharfer Form gewendet, — nicht gegen die innerhalb ihrer fruchtbaren Grenzen bleibende Richtung. Von manchem embryologischen Arbeiter verlangte er eine genauere und zuverlässigere Arbeit, und dazu hatte er — Angesichts der ungezählten Irrthümer in den Beobachtungen und der zahlreichen Widersprüche in den thatsächlichen Angaben — genügenden Anlass. Und weiterhin erhob er Einspruch gegen jene gewiss sehr einfache, aber in den allerwenigsten Fällen zu gesicherten Ergebnissen führende Arbeitsmethode, welche jeden beobachteten ontogenetischen Befund ohne weitere Prüfung phylogenetisch zu verwerthen trachtete, die Existenz des Cänogenetischen in der Ontogenese ganz oder fast ganz ableugnete und durch dieses, weitere vergleichend-morphologische Arbeit überflüssig machende Ignoriren mit vorwiegend manueller Thätigkeit zu großen wissenschaftlichen Resultaten zu gelangen hoffte. Auch dazu hatte er sein gutes Recht. Die ontogenetischen Befunde an sich eröffnen, wie HAECKEL seiner Zeit so überzeugend dargethan, noch keinen klaren Einblick in die palingenetische Entwicklungsgeschichte.

Mit diesen Darlegungen und Einwänden hat er die Person manches Forschers getroffen und damit manchen Sturm entfesselt und manche wohl mehr von Leidenschaft als von ruhiger Erwägung getragene Antwort hervorgerufen.

So verglich DOHRN schon 1885 die vergleichende Anatomie GEGENBAUR's einem auf stürmischer See steuerlos umhergeschleuderten Schiffe und bezeichnete 1890 ihren Anschauungsboden als einen prähistorischen. Über RABL's diesbezügliche Äußerungen aus den Jahren

1900 und 1901 wurde schon oben berichtet. Nach ihm kann es in der Entwicklungsgeschichte eines Organismus keine Cänogenese geben, woraus folge, wie leichtfertig und willkürlich von der GEGENBAUR'schen Schule mit diesem Begriffe gewirthschaftet werde; die vergleichende Anatomie sei an Gedanken mehr und mehr verarmt und habe sich schließlich nur mehr darauf beschränkt, auf längst bekannte Melodien neue Variationen zu ersinnen, während die Entwicklungsgeschichte rüstig und jugendfrisch vorwärts schritt; eine Wissenschaft des Namens Embryologie gebe es aber wohl für GEGENBAUR nicht mehr¹.

Der Leser, der GEGENBAUR's Arbeiten nicht bloß vom Hörensagen und aus dem Munde seiner Gegner kennt, wird beurtheilen können, was von diesen Angaben zu halten ist.

Auch ich habe zu dieser Frage Stellung genommen, und eine diesbezügliche Äußerung von mir aus dem Jahre 1897² giebt DOHRN

¹ Freie Auswahl aus RABL's Aussprüchen von 1900 (pag. 258, 261) und 1901 (pag. 503, 539). Vgl. auch oben pag. 152—154, 158, 159, 162—165.

² Es handelte sich hierbei um die einleitenden Worte zu einem Ausblick hinsichtlich des Nervensystems der Wirbelthiere. Die bezügliche Stelle lautete (pag. 712): »Unsere Arbeit kann hierbei immer nur eine kombinatorische sein, ihre Resultate werden sich nicht über ein mittleres oder größeres Maß von Wahrscheinlichkeit erheben können. Vorsichtige Gemüther werden am liebsten darauf verzichten, diese zwar verlockende, aber leicht auf Abwege führende Bahn zu betreten. — Ängstlich zu Hause bleiben ist aber nicht die Lebensaufgabe des Arbeiters: damit leistet er sich und der Sache nur scheinbar einen guten Dienst. Er muss hinaus, wenn er auch voraussieht, dass ihn sein Fuß in ungenügend bekannte und nicht in kurzer Zeit zu erobernde Welten führen wird, er muss wagen und sich preisgeben, wenn er auch weiß, dass sein Streben nach Wahrheit sich nie vom Irrthum ganz befreien kann. — Die Gefahren können indessen überschätzt werden. Der vernünftige Forscher wird nicht zügellos und führerlos in die Ferne irren, sondern wird sich hierbei den beiden Führerinnen, der vergleichenden Morphologie und der Ontogenie, anvertrauen. Und wenn auch, was letztere, die jüngere Schwester, bisher auf diesem Gebiete« (dem des Nervensystems der Wirbelthiere) »dargeboten, selbst hinsichtlich der reinen thatsächlichen Grundlagen noch ein Wirrwar von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben bildet, wenn auch die am meisten gesicherten Untersuchungsbefunde der besten embryologischen Arbeiter an sich für die Lösung höherer und weiter greifender phylogenetischer Probleme nicht ausreichen, so findet er bei der älteren, auf mehr gesicherter Basis stehenden, tiefer und weiter blickenden Schwester den rechten Gradmesser für den Werth der einzelnen ontogenetischen Ergebnisse, die sichtende Hand zwischen dem, was als cänogenetisch auszuschneiden, und dem, was als palingenetisch für die Phylogenese zu verwerthen ist. So wird die vergleichende Morphologie sowohl durch die von ihr zu Tage gebrachten Funde, wie durch ihre kritische Thätigkeit zum wahren Lichtträger, so gewinnt auch die Ontogenie durch sie nur Förderung und Bereicherung, und es erscheint mir

1901 Gelegenheit zu einer Kritik, die in der von diesem Autor wohlbekannten Weise ausgeübt wird. Diese Kritik, und zugleich die ganze 21. Studie, schließt mit dem Satze (1901, pag. 263): »Wenn nun aber auch FÜRBRINGER¹ anfängt, sich für morphologische Fragen als Minos, Aeakos und Rhadamanthos in einer Person zu betrachten, und von der in seinen Augen erhabenen Stellung als vergleichender Anatom aus sich erlaubt, Censuren für die Ontogenie und die Ontogenetiker auszustellen, so wird es gewiss sehr heilsam und ernüchternd wirken, dass gerade auf den zwei Problemgebieten, auf welchen die vergleichende Anatomie sich selbst als besonders kompetent, die Ontogenie aber als nahezu impotent ansah, auf dem Gebiete der Occipitalsomite und -Nerven und in der Frage nach der Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven, die Ontogenie Thatsachen an das Licht förderte, welche nicht nur wesentlich Neues brachten, sondern auch sehr geeignet erscheinen, die Folgerungen und Doktrinen der vergleichenden Anatomie als unbegründet und irreführend zurückzuweisen und einer ganz anderen, nahezu entgegengesetzten Auffassung Thor und Thür zu öffnen.« Und an einer anderen Stelle dieser Studie (pag. 239) giebt er mir zu verstehen, dass ich vergleichender Anatom sei, aber nicht das Recht habe, mich einen Vertreter der vergleichenden Morphologie zu nennen — vergleichende Morphologen seien auch die Ontogenetiker — und hebt ferner hervor (pag. 241), dass die vielfachen Kompetenzkonflikte zwischen den beiden »Schwestern« der Morphologie »heut zu Tage fast bis zu einem Zweikampf gediehen sind, welcher die Übermacht der einen oder der anderen entscheiden muss«.

Ob ich mir die Bezeichnung eines vergleichenden Morphologen berechtigter oder unberechtigter Weise angemaßt habe, ist hier nicht zu entscheiden und auch nebensächlich. GEGENBAUR hat m. W. den Namen »Morphologie« in seiner jetzigen Bedeutung vornehmlich in die

gar nicht zweifelhaft, dass kein weiter blickender Embryologe sich der Einsicht von der Unentbehrlichkeit der vergleichenden Morphologie für die ontogenetische und phylogenetische Forschung verschließen kann. — So, von beiden Führerinnen geleitet, mag der Arbeiter den Ausflug wagen, getrost, aber selbstverständlich mit jener Bescheidenheit, welche der Einzelne stets den großen, die Arbeit ganzer Generationen erfordernden Aufgaben entgegenbringen muss.« — Ich verweise zugleich auf die bereits oben (pag. 159, Anm. 1) von mir theilweise citirten Aussprüche GEGENBAUR's über die Nothwendigkeit des Zusammenarbeitens von Ontogenie und vergleichender Anatomie (GEGENBAUR, 1898, pag. 18).

¹ Zuvor war von GEGENBAUR die Rede.

biologische Wissenschaft eingebürgert, weil derselbe das Wesen unserer Wissenschaft besser bezeichnet als die alte Benennung »Anatomie«, und hat damit zugleich ausdrücken wollen, dass er wie seine Schule nicht bloß die ausgebildeten Zustände der Thiere, sondern vielmehr auch die verschiedenen Entwicklungsphasen und Differenzierungsstufen derselben, wie sie uns einerseits die ontogenetische Untersuchung, andererseits die Kenntniss des Reichthums der thierischen Formen von den tiefsten bis zu den höchsten, darbieten, in Vergleichung ziehe¹. Nach dieser Terminologie wird selbstverständlich auch ein Embryologe, der sich nicht auf die beschreibende Ontogenese eines Typus beschränkt, sondern vergleichende Entwicklungsgeschichte treibt und sich dabei auch auf die fertigen Stadien bezieht, also z. B. auch DOHRN, wo er dies thut, zu den vergleichenden Morphologen gehören.

GEGENBAUR und seine Schüler haben auch auf ontogenetischem Gebiete gearbeitet, wenn auch nicht an so reichem Selachiermaterial und mit so mannigfaltigen und wechsellvollen Ergebnissen wie DOHRN. Einer derselben, SEMON, hat einen großen Theil seines Vermögens geopfert und ist jahrelang in unwirthlichen Gegenden Australiens thätig gewesen, um für die Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus*, der Monotremen und Marsupialier Material zu gewinnen und dieses theils in einer als in hohem Grade nutzbringend anerkannten Weise selbst zu bearbeiten, theils in liberalster Weise anderen Arbeitern mitzutheilen; Andere — ich könnte hier die überwiegende Mehrzahl von GEGENBAUR's Schülern anführen, will aber nur erwähnen, dass DOHRN selbst von BRAUS' vorletzter ontogenetischer Arbeit über die metotischen Urwirbel (1899) hervorhebt, dass sie das Verdienst habe, deren allmähliche Rückbildung sorgfältiger als bisher festzustellen² — haben einen wesentlichen Theil ihrer Arbeitszeit auf speciell ontogenetische Untersuchungen verwendet; ich selbst habe in früheren und in den der Abhandlung von 1897 zu Grunde liegenden Untersuchungen sowohl selbstthätig embryologisch gearbeitet als auch allenthalben, wo es irgendwie möglich war, mich immer

¹ Dass es der besonders von den Ontogenetikern so viel verlästerte HAECKEL war, der von seinem morphologischen Standpunkte aus vor den meisten Anderen auf die hohe Bedeutung der vergleichenden Ontogenese hinwies, wird meistens auch vergessen.

² Über BRAUS' ontogenetische Untersuchungen über die paarigen Extremitäten, ihre Muskeln und Nerven berichtete bereits der zweite Abschnitt der vorliegenden Abhandlung.

und immer wieder auf die Ontogenese der daselbst behandelten morphologischen Gebilde bezogen. Thut nichts! der Jude wird verbrannt. Nach DOHRN sind ich, und damit wohl auch mein Lehrer und meine Mitschüler keine vergleichenden Morphologen.

Zu meiner oben (pag. 242 Anm. 2) angeführten Äußerung von 1897 hatte mich das Streben nach einem freundlichen Zusammengehen der beiden Richtungen der vergleichenden Morphologie und Ontogenie geleitet. Ich hatte beide als Schwestern, als die beiden Führerinnen, die den Arbeiter auf seinen Ausflügen begleiten mögen, bezeichnet und in dem vorhergehenden Texte meiner Arbeit, wo ich nur immer konnte, die mir gesichert erscheinenden ontogenetischen Befunde für meine zusammenhängende Darstellung verwerthet und Nutzen aus ihnen gezogen. Wer meine Arbeit genauer durchliest, wird sehen, an wie vielen Stellen ich mit der höchsten Werthschätzung von den Arbeiten so mancher ontogenetischen Forscher gesprochen habe. So bezeichnete ich 1897 u. A. die VAN WIJHE's als eine der glücklichsten morphologischen Thaten der letzten Decennien (pag. 664), die VON KUPFFER's als hervorragende (pag. 581), sowie seine Scheidung der cerebralen und spinalen Nerven als eine sehr werthvolle und fruchtbringende, von deren Bezugnahme die künftigen Untersuchungen nur gewinnen werden (pag. 679), die SEWERTZOFF's als einen mächtigen Fortschritt (pag. 451), die FROMIÉP's als solche, welche dem betreffenden Arbeitsgebiete neues Leben zuführten (pag. 512); und ferner gab ich von den Untersuchungen VAN WIJHE's, VON KUPFFER's und HATSCHÉK's an, dass sie nächst den Arbeiten GEGENBAUR's immer einen Ehrenplatz beanspruchen dürfen (pag. 664). In DOHRN's Augen war dies freilich eine Anmaßung, dass ich mir überhaupt erlaubte, meiner Schätzung und Bewunderung dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Ausdruck zu geben.

Auch DOHRN's Arbeiten auf dem Gebiete der Ontogenese der spino-occipitalen Nerven und der Kopfsomiten habe ich als sehr verdienstliche angeführt (pag. 356) und ferner hervorgehoben, dass sich sein Blick in dieser Hinsicht in der rechten Richtung bewegte (pag. 708); ich glaube nichts unterdrückt zu haben, was ich Gutes von ihm erwähnen konnte. Dass ich von seinen ontogenetischen Arbeiten auf dem Gebiete der Augenmuskelnerven und Augenmuskeln (1885 bis 1892), auf die er jetzt wohl selbst mit gemischten Gefühlen zurückblickt, nicht das Gleiche sagen konnte (pag. 671—674), ist doch nicht meine Schuld. Thatsächlich bildeten sie unter einander und mit den Ergebnissen anderer Ontogenetiker eine Sammlung von

widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben, und das Gleiche — wie die oben (pag. 114—130) gegebene Zusammenstellung zeigt — gilt auch noch von dem heutigen Stande unserer ontogenetischen Kenntniss auf diesem Gebiete, und, wie hinzugefügt werden kann, in vielen anderen embryologischen Kapiteln¹.

In diesem Labyrinth der ontogenetischen Befunde und Mittheilungen sich zurechtzufinden, musste fürs Erste von mir und wohl von Jedem verzichtet werden; aber gar manchen Wegweiser fand ich wie mein großer Lehrer in der Bezugnahme auf die gesicherten und ein weiteres Arbeitsfeld als die bisherigen ontogenetischen Beobachtungen umfassenden vergleichend-anatomischen Thatsachen, in der gegenseitigen Durchdringung von Ontogenie und vergleichender Morphologie, und darum verwies ich den Arbeiter auf die gute Führung und Hilfe der letzteren (1897, pag. 712, siehe oben pag. 241 Anm. 2).

Aus diesen von friedlichster Absicht getragenen, der ontogenetischen Richtung jede mögliche Anerkennung gebenden und dem einträchtigen Zusammenarbeiten beider Disciplinen dienenden Worten liest nun freilich DOHRN etwas ganz Anderes heraus. Er ernennet mich zum dreifachen Todtenrichter, der sich erlaube, Censuren für die Ontogenie und die Ontogenetiker auszustellen, und bemerkt, dass die Situation fast bis zum Entscheidungskampfe um die Übermacht der Ontogenie oder der vergleichenden Anatomie gediehen sei. Der Ersteren Übermacht darzuthun, verweist er aber zugleich auf das Gebiet der Occipitalsomiten und Occipitalnerven, sowie auf die Frage nach der Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven, wo die Ontogenie nicht nur wesentlich neue Thatsachen förderte, sondern auch eine der unbegründeten und irreführenden Doktrinen der vergleichenden Anatomie nahezu entgegengesetzte Auffassung eröffnete². Ausführliches über diese neuen Befunde und deren Bedeutung enthalten an vielen Stellen die 18., 19. und 21. Studie (1901), in denen zugleich mehrfach die höhere Leistungsfähigkeit der Ontogenie gegenüber der vergleichenden Anatomie betont wird.

Ausführlich auf diese Materie einzugehen, hieße eine voluminöse

¹ So z. B., um mich auf den Inhalt der vorliegenden Abhandlung zu beschränken, auch von den im Obigen mitgetheilten ontogenetischen Angaben über den dorsalen und ultradorsalen Austritt des Nervus trochlearis (pag. 93—99), über die Ableitung des Chiropterygiums (pag. 198, 199) und von dem auf den folgenden Seiten (pag. 248—251) angeführten Verhalten der Occipitalsomiten.

² Den genaueren Wortlaut DOHRN's siehe oben (pag. 242).

Abhandlung schreiben. Das liegt jetzt nicht in meiner Absicht. Nur einige kurze Bemerkungen und, wie ich hoffe, Richtigstellungen möchte ich jetzt zu DOHRN's Behauptungen machen.

Die erste Kenntnis und die Frage nach der Bedeutung der spino-occipitalen Nerven und des N. hypoglossus, sowie der Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven wurde m. W. nicht auf Grund ontogenetischer Untersuchungen gewonnen, sondern knüpfte an vergleichend-anatomische Forschungen an ausgebildeten Thieren an. Ich verweise zu diesem Zwecke auf BELL's epochemachende Arbeiten (1830), auf JOHANNES MÜLLER's, an die Beobachtungen von SANTORINI (1775) und C. MAYER (1832) anknüpfende Darstellung der dorsalen Hypoglossuswurzel bei Mensch und Säugethieren (1838), auf STANNIUS' Entdeckung der vorderen Vaguswurzeln der Selachier, welche vorderen Spinalwurzeln homolog sind (1849), auf GEGENBAUR's Kopfnerven des Hexanchus (1871) und sein Kopfskelet der Selachier (1872). GEGENBAUR handelt hier u. A. über diese unteren Vaguswurzeln (vordere Vaguswurzeln von STANNIUS) und ihre Beziehungen zu dem Vagus und Hypoglossus und entscheidet sich 1887 A, durch die genauere Untersuchung der peripheren Verbreitung derselben an dem erwachsenen Echinorhinus durch JACKSON und CLARKE (1876) belehrt, gegen ihre direkte Zugehörigkeit zu dem Vagus und für allgemeine homodyname Beziehungen zu dem Hypoglossus. Nicht zu übersehen ist aber, dass er den Hypoglossus bis auf den heutigen Tag der Vagusgruppe einverleibt. Die hierher gehörige vergleichend-anatomische Arbeit VETTER's über die viscerele Muskulatur der Selachier (mit Berücksichtigung ihrer Nerven) erschien 1874. Die embryologischen Veröffentlichungen über diesen Stoff begannen erst mit BALFOUR (1877), VAN WIJHE (1882) und FRORIEP (1882—1886); DOHRN, dessen bezüglich die Selachier betreffende Angaben jede Anerkennung verdienen und auch bei mir fanden (1897), schloss sich noch später (1884 A, 1885 und 1890 A, B) an. VAN WIJHE gab eine ontogenetische Korrektur der Befunde VETTER's, die sich auf Grund meiner rein anatomischen Beobachtungen (1895, 1897) als irrig erwies; meine die epibranchiale und hypobranchiale Muskulatur und ihre Innervation behandelnden Untersuchungen fanden die ontogenetische Bestätigung von Seiten HOFFMANN's (1897, 1899). FRORIEP (1882—1886) lieferte eine vorzügliche Darstellung der Ontogenese des Hypoglossus und der ihm entsprechenden Hinterhauptsregion bei den höheren Wirbelthieren, welche im Großen und Ganzen die von JOH. MÜLLER inaugurierte anatomische Auffassung stützte.

Alle diese ontogenetischen Arbeiten haben ihre großen Verdienste. Etwas Neues gegenüber den bezüglichlichen anatomischen Arbeiten haben sie uns aber nicht gebracht; sie waren willkommene ontogenetische Parallelen und Bestätigungen für das, was die anatomische Untersuchung bereits zuvor gefördert hatte.

Wirklich neu ist die VON KUPFFER'sche Beobachtung von Spinalnerven im Kopfbereiche junger Petromyzonlarven, welche von den dorsalen Primärganglien ausgehen (1894, 1895). Ich habe diese sehr bemerkenswerthen Befunde in der Arbeit von 1897 wiederholt und unter Betonung ihres Werthes hervorgehoben (pag. 590, 591, 669, 679), auch beim erwachsenen *Bdellostoma* einen hierher gehörenden mit Ganglion versehenen Nerven zwischen *Acusticus* und *Vagus* abgebildet und bis in seine letzten Verästelungen beschrieben (1897, pag. 616 f.). Auch GEGENBAUR hat über die VON KUPFFER'schen Befunde, und zwar nicht abweisend, gehandelt (1898, pag. 794), aber Angesichts der mancherlei hier noch offenen Fragen zur Vorsicht gemahnt. DOHRN (1901, pag. 40 f., pag. 102 f., pag. 229 f.) hat sich das Verdienst erworben, auch beim *Torpedo*-Embryo hierher gehörige Gebilde (Glossopharyngeus- und *Vagus*-Spinalganglien und davon ausgehende Nerven) nachzuweisen. Es liegt also hier etwas wesentlich Neues vor, was von GEGENBAUR und mir, lange bevor sich DOHRN darüber äußerte, gern anerkannt wurde und durch meine (von DOHRN, ignorirte) Beobachtung am erwachsenen *Bdellostoma* doch wohl eine nicht ganz unwillkommene Bestätigung fand. Dass aber diese Befunde nach DOHRN »auch sehr geeignet erscheinen, die Folgerungen und Doktrinen der vergleichenden Anatomie als unbegründet und irreführend zurückzuweisen und einer ganz anderen, nahezu entgegengesetzten Auffassung Thür und Thor zu öffnen«, will mir nicht einleuchten. Ja, es will mir selbst scheinen, als ob GEGENBAUR's alte, von ihm bis auf den heutigen Tag festgehaltene regionale Einteilung der Kopfnerven, wonach er die Augenmuskelnerven zur Trigemini Gruppe, den Hypoglossus zur *Vagus* Gruppe rechnet, recht gut in den Rahmen der VON KUPFFER'schen Entdeckung und ihrer Bestätigung durch DOHRN passt.

Aber vielleicht liegt das Irreführende, von der Ontogenese aber nun glücklich Zurückgewiesene der Doktrinen der vergleichenden Anatomie in der von der GEGENBAUR'schen Schule behaupteten Vorwanderung von ursprünglichen Rumpfmuskeln in das hintere Kopfgebiet in dem Maße, als die ursprünglich daselbst befindlichen Segmente sich rückbildeten. Ich habe diese »Doktrin« in ver-

gleichend-morphologischer Weise unter steter Bezugnahme auf die ontogenetischen Befunde eingehender ausgearbeitet (1897) und dabei auch namentlich auf die das Gleiche ergebenden embryologischen Arbeiten von FRORIEP (1882) und SEWERTZOFF (1895) aufmerksam gemacht. In dieser Arbeit habe ich mich auch ausführlicher über die eventuelle einmalige, durch den Vergleich mit *Amphioxus* wahrscheinlich gemachte Existenz einer zwischen den bekannten orbitalen und den bekannten metotischen Somiten befindlichen Somitenreihe bei den Vorfahren der Cranioten geäußert (1897, pag. 702—708). — SEWERTZOFF (1898, 1899) hat dann die betreffenden Vorgänge bei *Torpedo* eingehend untersucht und ist zu dem Schlusse gekommen, dass die von DOHRN (1890) und KILLIAN (1891) zuerst beschriebene und als primordiales Merkmal angegebene Vielzahl von Somiten des Torpedokopfes etwas sekundär Erworbenes darstelle und dass bei der Differenzirung des vorderen Körperendes der Selachier eine größere Zahl der vorderen Rumpfsegmente in den Kopf einrücke, und BRAUS (1899) hat auf Grund sehr genauer, namentlich an *Spinax* angestellter ontogenetischer Untersuchungen, die zugleich die embryonale Existenz einer größeren Anzahl spino-occipitaler Nerven und metotischer Somiten ergaben, als bisher gefunden worden waren, gleichfalls eine ausgiebige Einwanderung hinterer Kopfsomiten aus dem Rumpfgebiete behauptet. — DOHRN (1901) — für den *Torpedo* der primitivste Selachier ist und bleibt¹ — erklärt auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen an großen Reihen von Selachier-Embryonen (*Mustelus laevis* und *vulgaris*, *Heptanchus cinereus*,

¹ Auch einige *Heptanchus*-Embryonen hat DOHRN untersucht und giebt dabei an, dass er die von der vergleichenden Anatomie erregten, an die Ontogenie der Notidaniden geknüpften Erwartungen enttäuschen müsse, da *Heptanchus* mit Ausnahme eines allerdings sehr bemerkenswerthen Verhaltens (*Ramus recurrens n. abducentis*) in seinen Somitenverhältnissen nichts von anderen Haien wesentlich Abweichendes darbiete. — Dazu ist indessen zu bemerken, dass diese von DOHRN untersuchten Embryonen in den Längen von 7—8 bis 23 mm sich bewegten und dass der jüngste bereits sieben Kiemenspaltenanlagen (wovon die vier ersten durchgebrochen) aufwies, während die von ihm mitgetheilten Beobachtungen über die Kopfsomiten sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata* von 1—7 mm (von einem 12 mm langen werden nur einige Nervenbeobachtungen erwähnt), die von *T. marmorata* auf solche von 1,5—3,6 mm Länge, also auf erheblich kleinere und jüngere *Torpedo*-Embryonen im Ver gleiche zu denen von *Heptanchus* sich beziehen. Auch will mir scheinen, als ob die Verlaufsrichtung des sogenannten *Ramus recurrens n. abducentis* bei diesen Embryonen von *Heptanchus* nicht sehr frühen embryonalen Verhältnissen entspricht.

Torpedo ocellata und *marmorata*, *Scyllium canicula* und *catulus*, *Pristiurus melanostomus*) die ganze Lehre von der Einwanderung hinterer Somiten als eine Irrlehre. Nach ihm besitzen die *Torpedo*-Embryonen (von denen er ein ungemein reiches Material zur Verfügung hatte und einer sehr genauen Untersuchung unterwarf) von Anfang an eine ganz erhebliche, die Branchiomerie um ein Vielfaches überschreitende Zahl von Kopfsomiten, die, ihre spätere Verkümmernng schon in ihrem ersten Auftreten andeutend, allerdings nicht so ansehnlich und regelmäßig wie die Rumpfsomiten ausgebildet sind, sondern vielmehr alle möglichen Kombinationen und Varianten in der Segmentirung (vollkommene und unvollkommene Theilungen, Verschmelzungen, verschiedene Größen und Rückbildungen bis zu ganz kleinen Somiten, differente Ausbildungen in beiden Körperhälften etc.) darbieten, aber nach ihm zweifellos als dem primordialen Verhalten nahe stehende Gebilde aufzufassen sind. Bei den Haien dagegen, so weit dieselben bisher untersucht sind, finde eine größere Zusammenziehung oder Verschmelzung ursprünglich getrennter Somiten als bei *Torpedo* statt, welche die erhebliche Verminderung ihrer Kopfsomitenzahl herbeiführe. Meine Deutung der KILLIAN'schen Befunde an den hinteren Kopfsegmenten als cänogenetische Verschmelzungen ursprünglich heterogener, getrennter und entfernter Somite und Branchiomeren sei eine befremdliche und unbewiesene¹. — FRORIEP (1901) endlich hat gleichfalls einige *Torpedo*-Embryonen (von 4,65—5,8 mm Länge) untersucht, ist dabei aber auch zu Befunden gekommen, welche die von SEWERTZOFF, BRAUS und mir angegebene Vorwanderung von Rumpfsomiten in den hinteren Kopfbereich bestätigen².

Hinsichtlich dieser Frage stehen sich also auf Grund der Untersuchungen der letzten Jahre fünf Zeugen gegenüber. Ein ontogenetischer Zeuge (DOHRN, 1901) leugnet die rostral gehende Somitenwanderung; ein vergleichend-anatomischer (FÜRBRINGER, 1897) und drei ontogenetische (SEWERTZOFF, 1898, 1899, BRAUS, 1899, FRORIEP, 1901) treten für dieselbe ein. Wenn also DOHRN behauptete, dass

¹ Hier namentlich wird ein ganz hübsches Quantum von Spott und Hohn auf meinen cänogenetischen Wunderglauben gegossen, von dem auch GEGENBAUR ein gut Theil mit wegbekommt (1901, pag. 225 f.).

² Nachträgliche Bemerkung. Nach den bei Gelegenheit des Anatomenkongresses in Halle (1902) von FRORIEP mitgetheilten Abbildungen tritt dieser Autor selbst für eine in viel erheblicherem Grade stattfindende ontogenetische Vorwanderung der Rumpfsomiten ein, als jemals zuvor von mir oder BRAUS behauptet wurde.

die Ontogenie Thatsachen ans Licht förderte, welche die Folgerungen der vergleichenden Anatomie als unbegründet und irreführend zurückwiesen, so muss er entweder besser als zuvor nachweisen, dass die drei genannten embryologischen Zeugen falsche Aussagen machten, oder dass sie überhaupt gar keine Embryologen, sondern verkappte vergleichende Anatomen sind. Jedenfalls zeigt auch diese Divergenz der Folgerungen aufs Neue, dass die ontogenetische Untersuchung keinesfalls vor den weitgehendsten Differenzen in den Ergebnissen schützt.

Was nun DOHRN's bezügliche Untersuchung selbst anlangt, so bringe ich derselben, mag mir dies nun DOHRN erlauben oder nicht, mit Rücksicht auf das hier in bewunderungswürdigem Grade zusammengebrachte Material und die Genauigkeit der an demselben angestellten Beobachtungen meine vollste Anerkennung dar; den überzeugenden Beweis finde ich aber nicht durch sie erbracht, weder von dem behaupteten Stillstehen der einmal angelegten Somiten, noch von der gemachten Angabe, dass die erheblich geringere Anzahl der Kopfsomiten der Haie im Vergleich zu Torpedo durch eine sekundäre Verschmelzung ursprünglich viel zahlreicherer Somiten bei diesen zu Stande komme. DOHRN selbst theilt nirgends eine Beobachtung mit, die unzweideutig einen solchen Vorgang belegt, sondern spricht nur von wahrscheinlich komponirten Somiten; aber auch manche seiner Kopfsomiten von Torpedo können zum Theil im umgekehrten Sinne, d. h. als Zerfallsprodukte ursprünglich größerer Kopfsomiten gedeutet werden.

Wie schon 1897 von mir hervorgehoben, leugne ich die Möglichkeit und selbst Wahrscheinlichkeit der von DOHRN als ursprünglich behaupteten Verhältnisse keineswegs ab; GEGENBAUR, andere Morphologen und ich kamen ganz unabhängig von ihm, durch den Vergleich mit *Amphioxus*¹, zur Annahme einer einstmals größeren Anzahl von Kopfsomiten bei den Vorfahren der Kranioten, und ich sprach selbst den Wunsch aus (1897, pag. 708 Anm. 1), dass es DOHRN gelingen möge, die palingenetische Bedeutung seiner vielen Kopfsomiten von Torpedo nachzuweisen. Auch scheint es mir nicht überflüssig, wiederholt zu betonen, dass meine 1897 ausgesprochenen Anschauungen von der Vorwanderung hinterer Somite selbstverständ-

¹ Die Bezugnahme auf *Amphioxus* findet allerdings nach wie vor keine Gnade bei DOHRN und spricht derselbe sich auch 1901 gegen die »hypnotisirende Kraft« dieses »abenteuerlichen Geschöpfes« aus.

lich erst an die Rückbildung davor gelegener postorbitaler Somiten anknüpfen.

Hinsichtlich der meiner Deutung der KILLIAN'schen Befunde von DOHRN zu Theil gewordenen Verurtheilung brauche ich mich auf keine theoretischen Erörterungen einzulassen, sondern kann lediglich die beobachteten und schon 1897 von mir angegebenen Thatsachen wiederholen: 1) dass zwischen der nervösen Versorgung der Kiemenbogen (durch Äste des Glossopharyngeus und Vagus) und der aus den hinteren Kopfsomiten hervorgehenden, benachbarte Kiemenbogen verbindenden Mm. interbasales (durch spino-occipitale Nerven und den ersten Spinalnerven) ganz erhebliche Inkongruenzen resp. Dysmetamerien bestehen¹; 2) dass an der Versorgung des dritten (zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen erstreckten) Interbasalis von Scyllium und Odontaspis auch der erste Spinalnerv sich theiligt. — Wenn diese Angaben DOHRN nicht genügen, so kann ich ihm freilich nicht helfen.

Alle diese Ausführungen auf pag. 246—251 dürften wohl zur Genüge darthun, wie es in Wirklichkeit um den Untergrund der zuversichtlichen Behauptungen von DOHRN steht. Ich habe nach allen diesen keinen Anlass, meine bezüglichen Angaben von 1897 zu modificiren. —

In einem Stücke aber bin ich zu einer freiwilligen Koncession bereit. Diese betrifft meine bisher veröffentlichten Anwendungen des Begriffes der Cänogenie. Wenn ich auch in dieser Hinsicht aus dem namentlich von DOHRN und RABL der GEGENBAUR'schen Schule vorgeblasenen Trompetenduett eine besonders schöne oder korrekte Musik nicht heraushören kann — die wirkliche und auch nicht regellos sich darbietende² Existenz cänogenetischer Momente in der Ontogenese steht für mich außer Diskussion —, so gebe ich doch gern

¹ Das Genauere darüber findet sich in meiner Arbeit von 1897 (pag. 397 f., pag. 412 f.). Ich theile daraus mit, dass bei *Heptanchus* in einem genauer untersuchten Falle die zwischen dem ersten bis sechsten Kiemenbogen erstreckten fünf Mm. interbasales durch drei spino-occipitale Nerven (x, y, z), ferner die zwischen dem ersten bis vierten Kiemenbogen sich findenden drei Interbasales vieler Haie von zwei spino-occipitalen Nerven (y, z), zu denen mitunter (*Scyllium*, *Odontaspis*) der erste Spinalnerv hinzutritt, der eine zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen befindliche Interbasalis von *Chimaera* von dem letzten spino-occipitalen Nerven (z) versorgt wurde. (Bei den Rochen fehlen bekanntlich die Interbasales, wohl in Folge von Verkümmern.)

² In dieser Hinsicht sei auch auf MEHNERT's Kainogenesis (1897) verwiesen.

zu, dass ich 1897 eine Cänogenese und eine Insuffizienz der Ontogenese behauptet habe, wo mich inzwischen die weitere Entwicklung unserer Wissenschaft belehrt hat, dass dieselben in Wirklichkeit nicht vorhanden waren, sondern lediglich auf der Unvollkommenheit der bisherigen ontogenetischen Untersuchungen beruhten. Ich will diese beiden Fälle — sie finden sich in den spino-occipitalen Nerven (1897) — anführen:

1) v. KUPFFER (1895 A pag. 19 f., 1896 pag. 617) hatte bekanntlich bei Embryonen von *Petromyzon* einen mächtigen von einem Ramus *recurrens n. vagi* innervirten, quergestreiften Muskel der ventralen Kiemenregion beschrieben, der — auch für ihn in überraschender Weise — aus ektodermalen Zellen seine Entstehung fand. Ich hatte den gleichen Muskel bei ausgebildeten *Petromyzonten* als einen echten Theil der Seitenrumpfmuskulatur kennen gelernt, der nicht vom N. *vagus*, sondern von (dem Hypoglossus der höheren Wirbelthiere homodynamen) recurrenten Spinalnervenzweigen (die ich daher als Ramus *recurrens spinalis* bezeichnete) versorgt wurde, und war natürlich auf Grund meiner Befunde nicht minder als v. KUPFFER überrascht, dass ein solcher Muskel direkt aus dem Ektoderm entstehe. Angesichts der anerkannten Autorität v. KUPFFER's in ontogenetischen Fragen lag für mich indessen kein Grund vor, an dessen bezüglichen Angaben zu zweifeln; es blieb mir daher nur übrig, die von Diesem angegebene Entstehung als einen sehr prägnanten Fall von Cänogenese zu deuten (1897, pag. 597 f., pag. 604). Darauf erschien eine (vor der Veröffentlichung meiner Arbeit an die Redaktion des Anatomischen Anzeigers eingesandte, und daher mit meinen Befunden unbekannte) in v. KUPFFER's Institute ausgeführte Arbeit von NEAL (1897, pag. 443 f.), welche die ektodermogene Entstehung dieses Muskels und seine Versorgung durch einen Vaguszweig widerlegte und in Übereinstimmung mit meinen Befunden eine Innervation des Muskels durch ein Homologon des N. *hypoglossus* der höheren Wirbelthiere darthat. Damit fällt natürlich die von mir auf Grund der irrtümlichen ontogenetischen Beobachtung v. KUPFFER's aufgestellte Cänogenese; es ergibt sich vielmehr in erfreulicher Weise, dass die wirklichen Verhältnisse auch in der Ontogenese genau so liegen, wie die vergleichend-anatomische Untersuchung zuvor gezeigt hatte.

2) Die mir vor 1897 bekannt gewordenen ontogenetischen Arbeiten an Selachiern hatten als embryologisch nachgewiesenes Maximum spino-occipitaler Nerven bei Selachiern mit Sicherheit nur die Dreizahl ergeben, während die Untersuchung erwachsener Notidaniden die An-

wesenheit von vier bis fünf solcher Nerven zeigte, woraufhin ich mich berechtigt fühlte anzugeben, dass in diesem Stücke die vergleichende Anatomie mehr als die Ontogenie leiste (1897, pag. 362)¹. Während des Druckes kamen mir dann die kurzen Mittheilungen von SEDGWICK (1896, pag. 105) zu, der bei Embryonen von *Scyllium* drei bis fünf dieser Nerven fand, welchen Befund ich (1897, pag. 545 Anm. 1) wiedergab, und noch später wies BRAUS (1899) bei jungen *Spinax*-Embryonen selbst sechs spino-occipitale Nerven und sieben bis acht metotische Somiten nach. Darauf folgten die Untersuchungen von DOHRN (1901), der theils SEDGWICK's Angaben bestätigte, theils bei Embryonen von Haien zu den gleichen Zahlen wie BRAUS, bei denen von *Torpedo* und *Scyllium catulus* selbst zu noch größeren Somitenzahlen und ebenfalls ansehnlichen Nervenzahlen gelangte. Ich stehe nicht an, mit großer Freude anzuerkennen, dass die ontogenetische Forschung in diesen Fällen in den letzten Jahren reichlich nachgeholt hat, was sie früher vermissen ließ, und dass auch hier ihre Befunde eine durchaus erfreuliche Unterstützung und weitere Fundirung der vergleichend-anatomischen bilden.

Meine bezüglichlichen Angaben von 1897 beruhten also auf Unvollkommenheiten der betreffenden bisherigen Beobachtungen ontogenetischer Untersucher und auf meinem zu großen Vertrauen in deren Zuverlässigkeit.

Nach dem Dargelegten bezweifle ich nicht, dass manche auf Grund der bisherigen ontogenetischen Befunde angenommene Cäcogenie objektiv nicht besteht, sondern dass sie lediglich der subjektive Ausdruck der zur Zeit noch mangelhaften embryologischen Erkenntnis ist. Mit den immer vollkommener werdenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen werden somit gewiss so manche zwischen der vergleichenden Morphologie und der Ontogenie bestehende Differenzen von selbst wegfallen.

So wird auch das noch gänzlich ungeklärte und ein buntes Gemisch völlig heterogener Angaben zeigende Bild, welches nach der oben (pag. 114—130) gegebenen Zusammenstellung z. B. unsere jetzigen ontogenetischen Kenntnisse über die Augenmuskeln und Augenmuskelnerven noch darbieten, mit der weiter fortschreitenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung sich vereinfachen und zu einheitlichen,

¹ Doch hob ich auch hervor (1897, pag. 454 Anm. 1), dass der verschiedene Grad der Leistungsfähigkeit der ontogenetischen Befunde an Selachiern sowie an Knorpelganoiden (SEWERTZOFF, 1895) weitere Untersuchungen sehr wünschenswerth erscheinen lasse.

greifbaren Zügen sich gestalten, und je mehr die ontogenetische Schwester hierbei sich jener Methode der vergleichend-anatomischen Schwester bedient, welche in den Händen eines JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR und HUXLEY so große Resultate hervorbrachte, je weiter sie den Umfang ihres Untersuchungsgebietes steckt, je mehr sie in der Erklärung ihrer Befunde sich auf die ausgebildeten Zustände tiefer stehender Verwandten bezieht, um so besser wird sie fahren und um so glücklichere Ergebnisse wird sie fördern. Und nicht minder erkenne ich an, dass der vergleichend-anatomischen Forschung durch zuverlässige und umfassende ontogenetische Untersuchungen nicht nur eine wesentliche Sicherung und Ergänzung, sondern auch eine Erweiterung ihres Arbeitsfeldes und unter Umständen eine Berichtigung eventueller irriger Befunde zu Theil wird.

Wenn DOHRN die vergleichende Anatomie eine prähistorische Wissenschaft nennt und von einem Zweikampf der beiden Schwestern spricht, welcher die Übermacht der einen oder der anderen entscheiden muss, so bin ich anderer Ansicht als er. Die Hauptsache ist nicht, ob die eine oder die andere höher steht, sondern, dass sie beide zusammen recht Großes leisten. Ich möchte lieber von einem freundlichen Wettstreit der Beiden reden, auf dass eine Jede im Kampfe um die Wahrheit ihre besten Kräfte einsetze. Die Embryologie erhebt sich mit der vergleichenden Methode zur vergleichenden Morphologie, und die vergleichende Anatomie, indem sie durch die Berücksichtigung der ontogenetischen Stadien auch ihr Gebiet vergrößert, erweist sich ebenfalls als vergleichende Morphologie. Und mir scheint, dass jedes neue Jahr in dieser Hinsicht sehr erfreuliche Fortschritte, Erweiterungen und Vertiefungen der beiden Arbeitsgebiete, ein zunehmendes Heranwachsen und Ausreifen der beiderlei Methoden bekundet.

So treten beide Arbeitsrichtungen nicht nur an die gleiche große Aufgabe heran, sondern führen auch zu einer Ergänzung und Vereinigung ihrer besonderen Arbeitsart. Und dieses Hand in Hand Gehen lässt gar nicht den Gedanken aufkommen, ob die eine oder die andere die Nebenbuhlerin zu Boden strecke; verbunden und durch diese Verbündung verjüngt und erstarkt mögen Beide dem großen Endziele zustreben!

Literaturverzeichnis.

- AHLBORN, FR., Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. für wiss. Zoologie. XXXIX. pag. 191—294. Leipzig 1883.
- Über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon. Ibidem. XL. pag. 286—308. Leipzig 1884.
- ALBRECHT, P., Über eine in zwei Zipfel auslaufende, rechtsseitige Vorderflosse bei einem Exemplare von *Protopterus annectens* Ow. Sitzungsberichte königl. pr. Akademie der Wissenschaften. XXXII. 2 pagg. Berlin 1886.
- ALLIS, E. P. jr., The Cranial Muscles and Cranial and First Spinal Nerves in *Amia calva*. Journal of Morphology. XII. pag. 489—808. Boston 1897.
- An Abnormal Musculus obliquus superior in *Carcharias*. Anat. Anzeiger. XVI. pag. 605—607. Jena 1899.
- The Lateral Sensory Canals, the Eye-Muscles, and the Peripheral Distribution of certain of the Cranial Nerves of *Mustelus laevis*. Quart. Journal Mic. Sc. XLV. N. S. pag. 87—236. London 1902.
- APÁTHY, ST., Kontraktile und leitende Fibrillen. Mittheilungen der Zool. Station zu Neapel. X. pag. 355—375. 1892. Berlin 1891—1893.
- Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. 1. Mittheilung. Ibidem. XII. pag. 495 bis 748. Berlin 1897.
- AUERBACH, L., Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organisirten Gehirne. Morph. Jahrbuch. XIV. pag. 373—393. Leipzig 1888.
- BACH, L., Über die Lokalisation des Oculomotoriuskernes. Verhandlungen der 68. Versammlung deutsch. Naturforscher und Ärzte in Frankfurt a. M. Abtheilung für Neurol. und Psych. 1896.
- Zur Lehre von den Augenmuskellähmungen und den Störungen der Pupillenbewegung. v. GRAEFE's Archiv für Ophthalm. XLVII. 1899.
- BAER, K. E. VON, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I, II. Königsberg 1828, 1837.
- BALFOUR, F. M., On the Development of the Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. CLXVI. P. 1. Read 16. Dec. 1875. pag. 175—195. London 1876.
- A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. (7 Theile.) Journ. of Anat. and Phys. X—XII. London 1876—1878.
- Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe von B. VETER. I. Jena 1880. II. Jena 1881.
- BAUR, G., Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Batrachia. Jena 1888.
- The Stegocephali. A phylogenetic Study. Anatom. Anz. XI. pag. 657—673. Jena 1896.

- BEARD, J., On the Cranial Ganglia and Segmental Sense Organs of Fishes. Zool. Anzeiger. VIII. pag. 220—223. Leipzig 1885.
- The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. I. *Raja batis*. Zoolog. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Ontog. IX. pag. 319—426. Jena 1896.
- BECHTEREW, W. v., Über die Kerne der mit den Augenmuskeln in Beziehung stehenden Nerven. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. pag. 307—315. Leipzig 1897.
- Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Deutsch von R. WEINBERG. 2. Aufl. Leipzig 1899.
- BELL, CH., The Nervous System of the Human Body. London 1830.
- BERNHIMER, St., Das Wurzelgebiet des Oculomotorius. Wiesbaden 1894.
- Die Wurzelgebiete der Augenmuskelnerven, ihre Verbindungen und ihr Anschluss an die Gehirnrinde. GRAEFE-SÄEMISCH, Handbuch der ges. Augenheilkunde. 16. Lief. Leipzig 1900.
- BIDDER, FR. H. und KUPFFER, C., Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes und die Entwicklung seiner Formelemente. Leipzig 1857.
- BISCHOFF, TH. L. W., *Lepidosiren paradoxa*. Anatomisch untersucht und beschrieben. Leipzig 1840.
- BOEDEKER, J., Über einen Fall von chronischer progressiver Augenmuskellähmung. Archiv für Psychologie und Nervenkrankheiten. XXIII. pag. 313—338. Berlin 1892.
- Anatomischer Befund bei einem Fall von chronischer nucleärer Augenlähmung. Beitrag zur Kenntnis von der Lage des Trochleariskernes. Ibidem. XXVIII. pag. 244 f. Berlin 1896.
- BORN, G., Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis*. Zoolog. Anzeiger. VI. pag. 537—539. Leipzig 1883.
- BRANDIS, F., Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. III. Der Ursprung des N. trigeminus und der Augenmuskelnerven. Archiv für mikr. Anatomie. XLIV. pag. 534—555. Bonn 1895.
- BRAUS, H., Über die Rami ventrales der vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaug.-Diss. Jena 1892.
- Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmaßenfrage. Jenaische Zeitschrift. XXXI. pag. 239—468. Jena 1898.
- Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Die metotischen Urtwirbel und spino-occipitalen Nerven. Morphol. Jahrbuch. XXVII. pag. 415—496. Leipzig 1899.
- Beiträge etc. II. Die paarigen Gliedmaßen. Ibidem. XXVII. pag. 501 bis 629. Leipzig 1899.
- Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. I. pag. 137—300. Jenaische Denkschriften. IV. Jena 1900.
- BRONGNIART, CH., Sur un nouveau poisson fossile du terrain houiller de Combray (Allier), *Pleuracanthus Gaudryi*. Compt. Rend. Acad. Sc. CVI. pag. 1240—1242. Paris 1888.

- BRÜHL, C. B., Zootomie aller Thierklassen. Wien 1875—1886 (mir nicht zugänglich).
- BUGNION, E., Recherches sur le développement de l'épiphyse et de l'organe pariétal chez les Reptiles (Iguana, Lacerta, Coluber). Compt. Rend. Trav. 80. Sess. Soc. Helv. Sc. Nat. 1897. pag. 56.
- BUNGE, A., Über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnoern. Jenaische Zeitschrift. VIII. pag. 293—307. Jena 1874.
- BURCKHARDT, R., Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*. Eine vergleichend-anatomische Studie. Berlin 1892.
- COLE, T. J. and JOHNSTONE, J. L. M. B. C., Memoirs. VIII. Pleuronectes. Report X for 1901 on the Lancashire Sea-Fisheries Laboratory. 252 pp. Liverpool 1901.
- CORNING, H. K., Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morpholog. Jahrbuch. XXIX. pag. 94—140. Leipzig 1900.
- CRAMER, A., Beiträge zur feineren Anatomie der Medulla oblongata und der Brücke. Jena 1894.
- DAVIDOFF, M. VON, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. I. Morpholog. Jahrbuch. V. pag. 450—520. Leipzig 1879.
- Beiträge etc. II. Ibidem. VI. pag. 433—468. Leipzig 1880.
- DEAN, B., Fishes, Living and Fossil. New York 1895.
- The Fin-Fold Origin of the Paired Limbs, in the Light of the Ptychopterygia of Palaeozoic Sharks. Anatom. Anzeiger. XI. pag. 673—679. Jena 1896.
- DENDY, A., On the Development of the Parietal Eye and Adjacent Organs in *Sphenodon*. Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) XLII. pag. 111—153. London 1899.
- DÖDERLEIN, L., Das Skelet von *Pleuracanthus*. Zool. Anzeiger. XII. pag. 123 bis 127. Leipzig 1889.
- DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Wirbelthiere. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. V. pag. 1—51. Leipzig 1884. A.
- Studien etc. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Ibidem. V. pag. 61—95. Leipzig 1884. B.
- Studien etc. X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges. Ibidem. VI. pag. 432—480. Berlin 1885.
- Studien etc. XIII. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*. Ibidem. VIII. pag. 233—306. Berlin 1888. A.
- Studien etc. XIV. Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei Selachiern. Ibidem. VIII. pag. 441—461. Berlin 1888. B.
- Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf-Problems. Anatom. Anzeiger. V. pag. 53—64, 78—85. Jena 1890. A.

- DORHN A., Studien etc. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mitth. aus der Zoolog. Station zu Neapel. IX. pag. 330 bis 434. Berlin 1890. B.
- Studien etc. XVI. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. Ibidem. X. pag. 1—40. Berlin 1891. A.
- Studien etc. XVII. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenetische Untersuchungen. Ibidem. X. pag. 255—341. Berlin 1891. B.
- Die SCHWANN'schen Kerne der Selachier-Embryonen. Anatom. Anzeiger. VII. pag. 348—351. Jena 1892.
- Studien etc. 18. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen. Thatsächliches. — 19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen. — 20. Die SCHWANN'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. VON KÖLLIKER. — 21. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Kompetenzkonflikt zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. XV. pag. 1—279. Berlin 1901.
- EDINGER, L., Über den Verlauf der centralen Hirnnervenbahnen mit Demonstration von Präparaten. Versammlung südwestdeutscher Neurologen etc. in Baden-Baden 1885. Archiv für Psych. und Nervenkrankh. XVI. pag. 858—859. Berlin 1885.
- Das Cerebellum von *Scyllium canicula*. Archiv für mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. LVIII. pag. 661—678. Bonn 1901.
- EMERY, C., Studi sulla morfologia dei membri degli Anfibi e sulla filogenia del chiropterigio. Ric. Lab. Anat. Roma. IV. pag. 5—35. 1894. Auch französisch: Études sur la morphologie des membres des Amphibiens et sur la phylogénie du Chiroptérygium. Résumé de l'auteur. Arch. Ital. de Biol. XXII. pag. 218—241. Turin 1894.
- FOREL, A., Untersuchungen über die Haubenregion. Archiv für Psych. und Nervenkrankh. VII. pag. 457. Berlin 1877.
- FRITSCH, A., Über die Brustflosse von *Xenacanthus Decheni* Goldf. Zoolog. Anzeiger. XI. pag. 113—114. Leipzig 1888.
- Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. II, III. Prag 1889, 1895.
- Über Pterygopodien permischer Haifische der Gattungen *Pleuracanthus* und *Xenacanthus*. Zool. Anzeig. XIII. pag. 318—320. Leipzig 1890.
- FRITSCH, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.
- FRORIEP, A., Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1882. pag. 279—302. Leipzig 1882.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I, II. Ibidem 1883. pag. 177 bis 234. 1886. pag. 69—150. Leipzig 1883, 1886.
- Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Ibidem 1885. pag. 1—55. Leipzig 1885.

- FRORIEP, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. 1. Über die Entwicklung des Trochlearis von Torpedo. Verh. der Anat. Gesellsch. auf der 5. Versammlung in München. pag. 55—60. Jena 1891.
- Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1901. pag. 371—394. Leipzig 1901.
- FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. I, II. Amsterdam und Jena 1888. (Der morphologische Abschnitt von II schon 1887 separat erschienen.)
- Über die mit dem Visceralskelet verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschrift. XXX. pag. 127—135. Jena 1895.
- Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für GEGENBAUR. III. pag. 349—788. Leipzig 1897.
- FÜRBRINGER, P., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletes der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. IX. pag. 1—93. Jena 1875.
- GANSER, S., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morpholog. Jahrbuch. VII. pag. 591—725. Leipzig 1882.
- GASKELL, W. H., The Structure, Distribution and Function of the Nerves which innervate the Visceral and Vascular System. Journal of Physiology. VII. pag. 1—80. Cambridge 1886.
- On the Relation between the Structure, Function, Distribution and Origin of the Cranial Nerves; together with a Theory of the Origin of the Nervous System of Vertebrata. Ibidem. X. pag. 153—211. Cambridge 1889.
- On the Origin of Vertebrates, deduced from the Study of Ammocoetes. Parts V—VIII. Journ. Anat. Phys. XXXIV. pag. 465—587. London 1900.
- GAUPP, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von MERKEL und BONNET. VII. pag. 207—285. Wiesbaden 1898.
- Neue Bearbeitung der Anatomie des Frosches von A. ECKER und R. WIEDERSHEIM. II. Braunschweig 1899.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
- Untersuchungen etc. II. 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.
- Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. A.
- Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschrift. V. pag. 397—447. Leipzig 1870. B.
- Über die Modifikationen des Skeletes der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Ibidem. V. pag. 448—458. Leipzig 1870. C.
- Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur »Wirbeltheorie« des Schädels. Ibidem. VI. pag. 497—559. Leipzig 1871.
- Über das Archipterygium. Ibidem. VII. pag. 131—141. (1871.) Leipzig 1873.

- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. Leipzig 1872.
- Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.
- Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morpholog. Jahrbuch. I. pag. 1—19. 1875. Leipzig 1876.
- Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Ibidem. II. pag. 396 bis 420. Leipzig 1876.
- Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878.
- Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. Morpholog. Jahrbuch. V. pag. 521—525. Leipzig 1879.
- Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1883.
- Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Morph. Jahrbuch. XIII. pag. 1—114. Leipzig 1887. A.
- Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift für A. VON KÖLLIKER. pag. 1—31. Leipzig 1887. B.
- Über Cänogenese. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft. 2. Versammlung in Würzburg. pag. 3—8. Jena 1888.
- Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Morph. Jahrbuch. XV. pag. 1—9. Leipzig 1889.
- Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Ibidem. XXII. pag. 119—160. Leipzig 1894.
- Clavicula und Cleithrum. Ibidem. XXIII. pag. 1—20. Leipzig 1895.
- Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. Leipzig 1898. II. Leipzig 1901.
- GEHUCHTEN, A. VAN, De l'origine du pathétique et de la racine supérieure du trijumeaux. Bull. Acad. Roy. de Belgique. (3.) XXIX. pag. 417—441. Bruxelles 1895.
- Recherches sur l'origine réelle des nerfs craniens. I. Les nerfs Moteurs oculaires. Travaux du Lab. de Neurol. de l'Univ. de Louvain. 1. Fasc. pag. 35—52. Louvain 1898.
- Anatomie du Système nerveux de l'homme. 3. éd. I, II. Louvain 1900.
- GÖPPERT, E., Der Musculus superior oculi der Monotremen. Morph. Jahrbuch. XXI. pag. 278—280. Leipzig 1894.
- Bemerkungen zur Auffassung der Morphologie der Rippen in RABL's »Theorie des Mesoderms«. Ibidem. XXV. pag. 244—249. Leipzig 1897.
- GORONOWITSCH, N., Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morpholog. Jahrbuch. XIII. pag. 427—574. Leipzig 1888.
- GOETTE, A., Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletes der Molche. Leipzig 1879.
- GUDDEN, B. VON, Über die Kerne der Augenbewegungen. Tagebl. der 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg 1881. p. 186.
- GÜNTHER, A., Handbuch der Ichthyologie. Autorisirte Übersetzung von G. V. HAYEK. Wien 1886.
- GURWITSCH, A., Die Histogenese der SCHWANN'schen Scheide. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. pag. 85—94. Leipzig 1900.

- HAECKEL, E., Systematische Phylogenie. III. Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebrata). Berlin 1895.
- HALLER, B., Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Salmo und Scyllium. Morph. Jahrbuch. XXVI. pag. 345—641. Leipzig 1898.
- Vom Bau etc. II. Emys. Ibidem. XXVIII. pag. 252—346. Leipzig 1900.
- Vom Bau etc. III. Mus, nebst Bemerkungen über das Hirn von Echidna. Ibidem. XXVIII. pag. 347—477. Leipzig 1900.
- HARMAN, N. B., The Palpebral and Oculomotor Apparatus of Fishes. Journal of Anat. and Phys. XXXIV. pag. 1—40. 1899. London 1900.
- HARRISON, R. G., Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Archiv für mikr. Anat. LVII. pag. 354—444. Bonn 1901.
- HASWELL, W. A., Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. IX. pag. 71—119. Sydney 1884.
- HATSCHEK, B., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Verh. der Anat. Ges. 3. Vers. in Berlin 1889. pag. 82—90. Jena 1889.
- Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. der Anat. Ges. 6. Vers. in Wien. 1892. pag. 136—162. Jena 1892.
- HENLE, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. III. 2. Nervenlehre. Braunschweig 1871.
- HENSEN, V., Zur Entwicklung des Nervensystems. VIRCHOW's Archiv. XXX. pag. 176—186. Berlin 1864.
- Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarven. Ibidem. XXXI. pag. 51—73. Berlin 1864.
- Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. pag. 353—423. Leipzig 1876.
- HERRICK, C. H., The Cranial Nerves of Amblystoma punctatum. Journ. Comp. Neurol. IV. pag. 193—207. Granville 1894.
- HERRICK, C. JUDSON, The Cranial and First Spinal Nerves of Menidia; a Contribution upon the Nerve Components of the Bony Fishes. Journ. Comp. Neur. IX. pag. 153—455. Granville 1899.
- HERRICK, C. L., Contributions to the Comparative Morphology of the Central Nervous System. I. Topography and Histology of the Brain of Certain Ganoid Fishes. Journ. Comp. Neurol. I. pag. 149—182. Granville 1891.
- Contributions etc. II. Topography and Histology of the Brain of Certain Reptiles, Continued. Ibidem. III. pag. 77—106. Granville 1893.
- HERTWIG, O. und R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.
- HIS, W., Über die Anfänge des peripheren Nervensystems. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abth. 1879. pag. 456—482. Leipzig 1879.
- Über das Auftreten der weißen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Ibidem 1883. pag. 163—170. Leipzig 1883.
- Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie. Ibidem. 1887. pag. 379—453. Leipzig 1887.
- Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandlungen der math.-phys. Klasse der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. XIV. Nr. 7. pag. 341—392. Leipzig 1888.

- HIS, W., Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Ibidem. XV. pag. 311—372. Leipzig 1889.
- HOFFMANN, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Fortsetzung. Naturk. Verh. Akad. Wet. XXIII. Sep.-Abdr. 60 pp. Amsterdam 1882.
- Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrbuch. XI. pag. 176—219. Leipzig 1886.
- Über die Metamerie des Nachhirns und Hinterhirns, und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilien-Embryonen. Zoolog. Anzeiger. XII. pag. 337—339. Leipzig 1889.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. I. Morph. Jahrbuch. XXIV. pag. 209—286. Leipzig 1896.
- Beiträge etc. II. Ibidem. XXV. pag. 250—304. Leipzig 1897.
- Dessgleichen. III. Ibidem. XXVII. pag. 325—414. Leipzig 1899.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus. I. Die Entwicklungsgeschichte des Sympathicus bei den Selachiern (*Acanthias vulgaris*). Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. (2.) VII. No. 4. pag. 1—74. Amsterdam 1900.
- HOUSSAY, F., Études d'embryologie sur les Vertébrés. L'Axolotl. Arch. Zool. exp. (2. sér.) VIII. pag. 143—244. Paris 1890.
- HOWES, G. B., Observations on the Pectoral Fin-Skeleton of the Living Batoid Fishes and of the Extinct Genus *Squaloraja*. Proc. Zool. Soc. 1890. pag. 675—688.
- HUMPHREY, O. D., On the Brain of the Snapping Turtle (*Chelydra serpentina*). Journ. Comp. Neurol. IV. pag. 73—116. Granville 1894.
- HUXLEY, T. H., Preliminary Note upon the Brain and Skull of *Amphioxus lanceolatus*. Proc. Roy. Soc. XXIII. 1874/75. pag. 127—132. London 1875.
- HYRTL, J., *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
- JACKSON, WM. H. and CLARKE, WM. BR., The Brain and Cranial Nerves of *Echinorhinus spinosus*, with Notes on the other Viscera. Journal Anat. Phys. X. pag. 75—107. Cambridge and London 1876.
- JAEKEL, O., Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Ein Beitrag zur Morphogenie der Wirbelthiere. Berlin 1894.
- Über die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsberichte Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1895. pag. 69—85.
- Über die Stammform der Wirbelthiere. Ibidem 1896. pag. 107—129. Berlin 1896.
- Die Organisation von *Archegosaurus*. Zeitschrift der deutschen geolog. Gesellschaft. 1896. pag. 505—521. Berlin 1896.
- JELGERSMA, G., De oorsprong der motorische oogzenuwen bij de vogels. Psych. en neurol. bladen 1897. No. 1.
- KAŠTŠENKO, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachier-Embryos. Vorl. Mittheilung. Anat. Anzeiger. III. pag. 445—467. Jena 1888.
- KAUSCH, W., Über die Lage des Trochleariskernes. Neurol. Centralblatt. 1894. Leipzig. pag. 518—524.

- KERR, J. GRAHAM, The External Features in the Development of *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Phil. Trans. Royal Soc. CXCII. B. pag. 299—330. London 1900.
- KILLIAN, G., Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandlungen der anatom. Gesellsch. 5. Versammlung in München 1891. pag. 85—107. Jena 1891.
- KINGSBURY, B. F., On the Brain of *Necturus maculatus*. Journ. Comp. Neurol V. pag. 139—205. Granville 1895.
- KLAATSCH, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. II. Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Morph. Jahrbuch. XX. pag. 143—186. Leipzig 1893.
- KNER, R., Über *Orthacanthus Dechenii* Goldf. Sitzungsberichte Wiener Akad. Math.-phys. Klasse. LV. I. pag. 540 f. Wien 1867.
- KOHL, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. Bibliotheca Zoologica. Heft 13. 141 pp. Cassel 1892. II. und III. Ibidem. Heft 14. 274 pp. 1893.
- KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
- Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. II. 1. Leipzig 1893—1896.
- KÖPPEN, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Wirbelthiere. Morphologische Arbeiten (SCHWALBE). I. pag. 496 bis 515. Jena 1892.
- KUPFFER, C. VON, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verh. der anatom. Gesellschaft. 5. Versammlung in München 1891. pag. 22 bis 54. Jena 1891.
- Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Krioten. II. Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*. München und Leipzig 1894.
- Über die Entwicklung des Kiemenskeletes von *Ammocoetes* und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandlungen der Anatom. Ges. 9. Vers. in Basel 1895. pag. 105—122. Jena 1895. A.
- Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Krioten. 3. Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*. München und Leipzig 1895. B.
- Entwicklungsgeschichte des Kopfes. MERKEL's und BONNET's Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1895. pag. 562—618. Wiesbaden 1896.
- LANGERHANS, P., Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. Berichte über die Verhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1873. VI. pag. 1—115. Freiburg 1876.
- LANKESTER, E. RAY, On the Muscular and Endoskeletal Systems of *Limulus* and *Scorpio*; with some Notes on the Anatomy and Generic Characters of *Scorpions*. Trans. Zool. Soc. XI. pag. 311—384, read 19. VI. 1883. London 1885. (Die Beschreibung der Muskulatur und des Endoskeletes von *Scorpio*, pag. 339—360, von Miss BECK.)
- LEDOUBLE, F., De la possibilité du développement dans l'espèce humaine du muscle oblique supérieur de l'œil des Vertébrés inférieurs à l'ordre des Mammifères. Bibliogr. Anat. IX. pag. 23—29. Paris 1901.
- LENIHOSÉK, M. v., Zur Kenntnis der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogel-Embryo. Verh. 10. internat. med. Kongr. II. 1. pag. 115—124. 1891.

- LENHOSSÉK, M. v., Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. 2. Aufl. Berlin 1895.
- LOCY, W. A., The Derivation of the Pineal Eye. *Anat. Anzeiger*. IX. pag. 169—180. 1893. Mit Nachtrag. *Ibidem*. pag. 231—232. Jena 1894.
- Metameric Segmentation in the Medullary Folds and Embryonic Rim (Preliminary Communication). *Ibidem*. pag. 393—415. Jena 1894.
- The Mid Brain and the Accessory Optic Vesicles. A Correction. *Ibidem*. pag. 486—488. Jena 1894.
- Contribution to the Structure and Development of the Vertebrate Head. *Journal of Morph.* XI. pag. 497—594. Boston 1896.
- Accessory Optic Vesicles in the Chick Embryo. *Anat. Anzeiger*. XIV. pag. 113—124. 1897. Jena 1898.
- MAREY, E. J., Des mouvements de natation de la Raye. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris*. CXVI. pag. 77—81. Paris 1893.
- MARSH, O. C., Notice of New Equine Mammals from the Tertiary Formation. *Amer. Journal of Science* (3). VII. pag. 247—258. New Haven 1874.
- Introduction and Succession of Vertebrate Life in America. *Ibidem* (3). XIV. pag. 338—378. New Haven 1877.
- Polydactyle Horses. *Ibidem* (3). XVII. pag. 499—505. New Haven 1879.
- Recent Polydactyle Horses. *Ibidem* (3). XLIII. pag. 339—355. New Haven 1892.
- Footprints of Vertebrates in the Coal Measures of Kansas. *Ibidem* (3). XLVIII. pag. 81—84. New Haven 1894.
- Amphibian Footprints from the Devonian. *Ibidem*. N. S. II. pag. 374—375. New Haven 1896.
- MARSHALL, A. MILNES, The Development of the Cranial Nerves in the Chick. *Quart. Journ. Micr. Sc.* N. S. XVIII. pag. 10—40. London 1878.
- On the Head Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. *Ibidem*. XXI. pag. 72—97. London 1881.
- The Segmental Value of the Cranial Nerves. *Journ. of Anat. and Phys.* XVI. pag. 305—354. Cambridge and London 1882.
- MARSHALL, A. M. and W. B. SPENCER, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. *Quart. Journ. Micr. Sc.* XXI. pag. 469—499. London 1881.
- MARTIN, P., Die erste Entwicklung der Kopfnerven der Katze. *Österr. Monatsschr. für Tierheilkunde*. XV. Nr. 8. pag. 337—363 und Nr. 9. pag. 385—396. Wien 1890.
- MAUTHNER, L., Die Nuclearlähmung der Augenmuskeln. Wiesbaden 1885.
- MAYER, C., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Gehirn, das Rückenmark und die Nerven. *Nov. Act. phys. med. nat. cur. Acad. Leop. Carol.* XVI. pag. 743 f. Bonnæ 1832.
- MAYER, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. *Mittheilungen der Zool. Station zu Neapel*. VI. pag. 216—285. 1885. Berlin 1886.
- MAYSER, P., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. XXXVI. pag. 259—364. Leipzig 1881.
- MEHNERT, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. SCHWALBE's Morphologische Arbeiten. VII. pag. 1—156. Jena 1897.
- MIKLUCHO-MACLAY, N. VON, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Gehirns. *Jenaische Zeitschrift für Naturwiss.* IV. pag. 553—569. Leipzig 1868.

- MINOT, CH. S., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe von S. KÄSTNER. Leipzig 1894. (Die englische Originalausgabe erschien 1892.)
- On the Morphology of the Pineal Region, based upon its Development in *Acanthias*. Amer. Journ. of Anat. I. pag. 81—98. Baltimore 1901.
- MITROPHANOW, P., Note sur la signification métamérique des nerfs craniens. Congr. Internat. Zool. 2. Sess. I. pag. 104—111. Moscou 1892.
- Étude embryogénique sur les Sélaciens. Arch. Zool. exp. (3. sér.) I. pag. 161—220. Paris 1893.
- MIVART, ST. G., Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Considerations on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. Trans. Zool. Soc. X. pag. 439—484. 1878. London 1879.
- MOLLIER, S., Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Vorl. Mittheilung. Anat. Anzeiger. VII. pag. 351—365. Jena 1892.
- Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Sonderabdruck aus den Anatomischen Heften. VIII. 160 pp. Wiesbaden 1893.
- Die paarigen Extremitäten etc. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte. XVI. pag. 433—529. Wiesbaden 1895.
- Die paarigen Extremitäten etc. III. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Stürs. Anat. Hefte. XXIV. pag. 1—74. Wiesbaden 1897.
- MONRO, A., The Structure and Physiology of Fishes, explained and compared with those of Man and other Animals. Edinburgh 1785.
- MÜLLER, JOHANNES, Handbuch der Physiologie des Menschen. 3. Aufl. I. Coblenz 1838.
- NÄGELI, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
- NEAL, H. V., A Summary of Studies on the Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias*. Anatom. Anzeiger. XII. pag. 377—391. Jena 1896.
- The Development of the Hypoglossus Musculature in *Petromyzon* and *Squalus*. Ibidem. XIII. pag. 441—463. Jena 1897.
- The Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias*. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. XXXI. No. 7. pag. 147—292. Cambridge, Mass., 1898.
- NICOLAS, A., Note sur la présence de fibres musculaires striées dans la glande pinéale de quelques Mammifères. Compt. Rend. Soc. Biol. LII. pag. 876—877. Paris 1900.
- NISHIKAWA, T., On a Mode of the Passage of the Eye in a Flat-Fish. Annot. Zool. Japon. I. pag. 73—76. Tokyo 1897.
- NUSSBAUM, M., Nerv und Muskel: Abhängigkeit des Muskelwachstums vom Nervenverlauf. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. 8. Versammlung in Straßburg i. E. pag. 179—181. Jena 1894.
- Entwicklung der Augenmuskeln bei den Wirbelthieren. Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 4 pp. Bonn 1899. A.
- Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. GRAEFE-SÆMISCH, Handb. der Augenheilkunde. 14. Lief. 79 pp. Leipzig 1899. B.

- OBERSTEINER, H., Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. 3. Aufl. Leipzig und Wien 1896. 4. Aufl. 1901. (Die Beschreibung des N. trochlearis in beiden Auflagen gleichlautend.)
- OPPEL, A., Über Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von *Anguis fragilis*. Archiv für mikr. Anatomie. XXXVI. pag. 603—627. Bonn 1890.
- OSBORN, H. F., A Contribution to the Internal Structure of the Amphibian Brain. Journal of Morphology. II. pag. 51—96. Boston 1888.
- OWEN, R., Description of the *Lepidosiren annectens*. Trans. Linn. Soc. XVIII. pag. 327—361. 1839. London 1840.
- On the Nature of Limbs. London 1849.
- PLATT, JULIA B., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a Study of *Acanthias vulgaris*. Journal of Morphology. V. pag. 79—112. Boston 1891.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms. I. Morphol. Jahrbuch. XV. pag. 113—252. Leipzig 1889.
- Referat über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der 6. Versammlung in Wien. pag. 104—135. Jena 1892. A.
- Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrbuch. XIX. pag. 65 bis 144. Leipzig 1892. B.
- Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Zweite Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms«. Ibidem. XXIV. pag. 632—767. Leipzig 1896.
- Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1896.
- Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Sonderabdruck aus Zeitschrift für wiss. Zoologie. LXIII, LXV und LXVII. 1898—1899. Leipzig 1900.
- Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Ibidem. LXX. pag. 474—558. Leipzig 1901.
- RABL-RÜCKHARD, H., Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. für wiss. Zoologie. LVIII. pag. 694—717. Leipzig 1894.
- RANNEY, A. L., The Applied Anatomy of the Nervous System. 2. Ed. New York 1888.
- REMAK, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.
- REUTER, K., Über die Entwicklung der Augenmuskeln beim Schwein. MERKEL und BONNET, Anat. Hefte. 1. Abth. IX. pag. 365—388. Wiesbaden 1897.
- ROHON, J. V., Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. kais. Akademie der Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. XXXVIII. pag. 43—104. Wien 1878.
- ROUGET, CH., Mémoire sur le développement des nerfs chez les larves de Batraciens. Arch. de Phys. norm. et path. (2.) II. pag. 801—853. Paris 1875.
- RUGE, E., Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von *Spinax niger*. Morphol. Jahrbuch. XXX. pag. 1—27. Leipzig 1902.
- RYDER, J. A., On a Brood of Larval *Amphiuma*. Amer. Naturalist. XXIII. pag. 927—928. New York 1889.

- SALENSKY, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Ichthyopterygius. Proc. 4. Internat. Congr. Zool. Cambridge 1898. pag. 177—183. London 1899. (Ausführlicher mit Tafeln und in russischer Sprache in: Ann. Univ. Zool. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. III. No. 3/4. 1899. pag. 299—324.)
- SANDERS, A., Contributions to the Anatomy of the Cranial Nervous System in Vertebrate Animals. I. Ichthyopsida. I. Pisces. 2. Plagiostomata. Phil. Trans. Vol. 177. II. pag. 733—766. London 1887.
- SANTORINI, J. D., Septemdecim tabulae anatomicae. Parmae 1775.
- SCHNEIDER, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
- Über die Flossen der Dipnoi und die Systematik von Lepidosiren und Protopterus. Zool. Anzeiger. IX. pag. 521—524. Leipzig 1886.
- SCHNEIDER, H., Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschrift. XV. pag. 215—242. Jena 1882.
- SCHWALBE, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. XIII. pag. 173—268. Jena 1879.
- Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881.
- SCHWANN, TH., Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstume der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839.
- SEDGWICK, A., On the Inadequacy of the Cell Theory, and on the Early Development of Nerves, particularly of the Third Nerve and of the Sympathetic in Elasmobranchii. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXVII. pag. 87—101. London 1894. Auch in den Stud. Morph. Laboratory in Cambridge, VI, pag. 93—107, London 1896, erschienen.
- SEMON, R., Die Entwicklung der paarigen Flossen des Ceratodus Forsteri. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malay. Archipel. I. pag. 50—111. Jenaische Denkschriften. IV. 1900.
- SEWERTZOFF, A. N., Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Extr. du Bullet. de la Soc. Impér. d. Naturalistes de Moscou. 1895. No. 2.
- Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Bull. Soc. Imp. Natur. d. Moscou. Année 1898. N. S. XII. pag. 177—263, 393—445. Moscou 1899.
- SHITKOV, B. M., Über den Bau und die Entwicklung des Skeletes der freien Gliedmaßen des Isodaetylium Schrenkii Strauch. Zoolog. Anzeiger. XXII. pag. 246—257. Leipzig 1899.
- SHUFELDT, R. W., The Habits of Muraenopsis tridactylus in Captivity, with Observations on its Anatomy. Science II. pag. 159—163. Cambridge, Mass., 1883.
- SIEMERLING, E., Zur Anatomie der Augenmuskelkerne. Verhandlungen der 68. Versamml. deutsch. Naturforsch. und Ärzte. Frankfurt a. M. 1896.
- Beiträge zur chronischen fortschreitenden Augenmuskellähmung. Wanderversammlung der südwestdeutschen Neurologen und Irrenärzte zu Baden-Baden. Neurol. Centralblatt. 1896. pag. 606—607.
- SIEMERLING, E. und BOEDEKER, J., Chronische fortschreitende Augenmuskellähmung etc. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. XXIX. pag. 420 f. Berlin 1897.

- SPITZKA, E. C., The Oculo-motor Centres and their Coordination. Journ. Nerv. and Ment. Dis. 1888.
- STANNIUS, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
- Über den Bau der Muskeln bei *Petromyzon fluviatilis*. Göttinger Nachrichten. 1851. pag. 225—235.
- STIEDA, L., Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. Zeitschrift für wiss. Zoologie. XIX. pag. 1—94. Leipzig 1868.
- Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere. Ibidem. XX. pag. 273—456. Leipzig 1870.
- Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Ibidem. XXV. Leipzig 1875. Sep.-Abdr. pag. 1—74.
- STILLING, B., Über den Bau des Hirnknotens oder der VAROLI'schen Brücke. Jena 1846.
- STILLING, J., Zur Erforschung des Centralnervensystems. Morphol. Arbeiten von G. SCHWALBE. IV. pag. 53—66. Jena 1894.
- STRASSER, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrbuch. V. pag. 240—315. Leipzig 1879.
- Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische. Stuttgart 1882.
- STRONG, O. S., The Structure and Homologies of the Cranial Nerves of the Amphibia as determined by their Peripheral Distribution and Internal Origin. Zoolog. Anzeiger. XIII. pag. 598—607. Leipzig 1890.
- STUDNÍČKA, F. K., Über den feineren Bau der Parietalorgane von *Petromyzon marinus*. Sitzungsberichte der böhm. Gesellschaft der Wiss. zu Prag. Nr. 37. 17 pp. Prag 1899.
- Zur Kenntnis der Parietalorgane und der sogenannten Paraphyse der niederen Wirbelthiere. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 14. Vers. in Pavia. pag. 101—110. Jena 1900.
- THACHER, J. K., Median and paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate limbs. Trans. Connect. Acad. III. pag. 281—310. 1877. New Haven 1878. (1877. A.)
- Ventral fins of Ganoids. Ibidem. IV. pag. 233—242. 1877. New Haven 1878. (1877. B.)
- TIESING, B., Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschrift. XXX. pag. 75—126. Jena 1895.
- TRAQUAIR, R. H., On the Asymmetry of the Pleuronectidae, as elucidated by an Examination of the Skeleton in the Turbot, Halibut, and Plaice. Trans. Linn. Soc. XXV. pag. 263—296. London 1865.
- Observations on the Development of the Pleuronectidae. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh. III. pag. 215—222. 25. Jan. 1865. Edinburgh 1867.
- TURNER, C. H., Morphology of the Avian Brain. Journal of Comp. Neurol. I. pag. 39—92, 107—132, 265—285. Granville 1891.
- USSOW, S., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Natural. Moscou (2). XV. pag. 175—240. Moscou 1900.

- VAN WIJHE, J. W., Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Natuurk. Verh. d. kon. Akad. v. Wetensch.* XXII. pag. 1—50. Amsterdam 1882.
- Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. *Zoolog. Anzeiger.* IX. pag. 678—682. Leipzig 1886.
- Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. *Archiv für mikr. Anatomie.* XXXIII. pag. 461—516. Bonn 1889.
- Over de hersenzenuwen der Cranioten bij *Amphioxus*. *Kon. Akad. v. Wetensch. Versl. d. Afd. Natuurk.* A^o. 1894. pag. 108—115. Amsterdam 1894/95.
- Beiträge zur Anatomie der Kopfreion des *Amphioxus lanceolatus*. *Petrus Camper I.* 2. pag. 1—86. Jena 1901.
- VETTER, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. I. *Jenaische Zeitschrift.* VIII. pag. 405 bis 458. Jena 1878.
- VIGNAL, W., Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. 216 pp. Paris 1889.
- WEIL, R., An Anomaly in the Internal Course of the Trochlear Nerve. *Journ. Comp. Neurol.* IX. pag. 35. Granville 1899.
- WESTPHAL, C., Über die chronische progressive Lähmung der Augenmuskeln, herausgegeben von E. SIEMERLING, *Archiv für Psych. und Nervenkrankheiten.* XXII. Suppl. pag. 1—206. Berlin 1891.
- WIEDERSHEIM, R., ECKER's Anatomie des Frosches. 2. Nerven und Gefäßlehre. Braunschweig 1881.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Proteus anguineus*. *Archiv für mikr. Anatomie.* XXXV. pag. 121—140. Bonn 1890.
- Das Gliedmaßenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.
- Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1898.
- WOODWARD, A. SM., Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. I. *Elasmobranchii*. London 1889.
- ZELLER, C., Über die Fortpflanzung des *Proteus anguineus* und seine Larve. *Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk.* XXV. pag. 131—138. Stuttgart 1889.
- ZIMMERMANN, W., Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. *Verhandlungen der anatom. Gesellsch.* 5. Versamml. in München. 1891. pag. 107—114. Jena 1891.
- ZITTEL, K. A., Handbuch der Paläontologie. Paläozoologie. III. *Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*. München und Leipzig 1887—1900.
- ZWICK, W., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmaßen, besonders von *Carpus* und *Tarsus*. *Zeitschrift für wiss. Zoologie.* LXIII. pag. 62—114. Leipzig 1897.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	85
I. Nervus trochlearis	86
Einleitende Bemerkungen (Angriffe DOHRN's und RABL's)	86
1. Einige Richtigstellungen betreffend RABL's Wieder- gabe meiner Angaben von 1897	91
2. Zusammenstellung und Beurtheilung verschiedener Er- klärungsversuche für den dorsalen resp. ultradorsalen Austritt des Nervus trochlearis	92
a) Erklärungsversuche durch intracerebrale Vorgänge	93
HIS, VAN WIJHE, RABL, MARTIN (v. KÖLLIKER, MINOT), DOHRN, HALLER, NEAL (93—95). — Beurtheilung (95—98).	
b) Erklärungsversuche auf Grund des peripheren Verbandes mit dorsalen Nerven	98
SCHWALBE, FRORIEP, PLATT, DOHRN (98, 99). — Beurtheilung (99).	
c) Erklärungsversuche in Berücksichtigung des Verhaltens der End- organe	99
HOFFMANN, FÜRBRINGER (99, 100). — Bemerkungen von GAS- KELL, DOHRN und RABL (100, 101).	
3. Anatomisches Verhalten des Nervus trochlearis und Musculus obliquus superior	101
a) Mensch und Säugethiere	102
Trochleariskern (102), Trochleariswurzel (102, 103), peripherer Verlauf (103), Ursprungskreuzung (103). Beurtheilung als lateral- motorischer Nerv (104, 105). Anmerkungen betr. BELL's Ver- dienste und die sonstigen Angaben (104—106). Austritts- kreuzung (106, 107). Andere noch beschriebene Centren und Bahnen des Trochlearis, sog. sensible Fasern (107—109).	
b) Sauropsiden	109
Kern, Wurzel, Kreuzung, peripherer Verlauf (109, 110).	
c) Amphibien, Fische, Cyclostomen	110
Kern, Wurzel, Kreuzung, peripherer Verlauf (110—112), Rück- bildung (112).	
Zusammenfassung betreffend den N. trochlearis (112, 113); Nn. oculomotorius und abducens (113, 114).	
4. Kurze Zusammenstellung der Ergebnisse der onto- genetischen Arbeiten über die Augenmuskelnerven und die Augenmuskeln	114
a) Histogenetische Vorgänge	115
1. Höhere Differenzirung eines von Anfang an bestehenden pri- mordialen Verbandes (115—117). — 2a) Centrifugales Hervor- sprossen plasmatischer Ausflüsse aus den Neuroblasten des Neuralrohres und frühzeitige Verbindung derselben mit den benachbarten Muskelanlagen (117, 118). — 2b) Centrifugales Hervorsprossen der bereits specifisch ausgebildeten Nerven-	

fortsätze der Neuroblasten und sekundäre Verbindung derselben mit der Muskulatur (118, 119). — 3. Centrifugales Hervorwuchern medullärer Zellenketten aus dem Neuralrohr und sekundäre Verbindung derselben mit den muskulösen Endorganen (119, 120). — 4. Hervorbildung aus Derivaten der (sensibeln) Ganglienleiste in loco, aber mit der Tendenz einer in centripetaler Richtung erfolgenden Verbindung mit dem Neuralrohr (120, 121). — Kurze Würdigung (121, 122).

- b) Myomere Entwicklung der Augenmuskulatur und auf die Ontogenese gegründete Beurtheilung ihrer Nerven 122
Einführendes (122, 123). — 1. Nervus oculomotorius und seine Muskulatur (124), 2. N. trochlearis und M. obliquus superior (124, 125), 3. N. abducens und M. rectus externus (125, 126). Reihenfolge und Zahl der betreffenden Myomeren (126—129), Zeit der Ausbildung (129, 130). — Kurze Würdigung (130).
5. Einige Notizen über die Parietalorgane 130
6. An die vorhergehenden Mittheilungen geknüpfte Folgerungen und Vermuthungen 132
Ausführlichere Darstellung meines Gedankenganges: Lage und Verlauf des N. trochlearis und seines Muskels (132, 133), ontogenetische Angaben (133, 134), Parietalauge und laterale Augen (134—136). Supponirte Muskulatur des Parietalauges und reducirte Muskulatur gewisser lateraler Augen (136). Fund von NICOLAS (137). Annahme einer antimeren Überwanderung und Belege für derartige antimere Muskelwanderungen (137, 138); Variabilität des M. obliquus superior (138).
7. Fragen DOHRN'S 138
Beantwortung seiner vier Fragen und Beurtheilung seiner sonstigen betreffenden Bemerkungen (138—141). Hinweis auf DOHRN'S bevorstehende Publikation (141).
8. RABL'S Kritik 142
Beleuchtung derselben und seiner Parallelisirung des Opticus mit dem N. trochlearis, der Retina mit dem M. obliquus superior, RABL'S physiologische und entwicklungsgeschichtliche Methode (142, 143).
9. Schlussbemerkung 143
Fülle weiterer Probleme, Postulat einer erschöpfenden Behandlung des vorliegenden (143, 144).
- II. RABL'S Methode und Behandlung der Extremitätenfrage 144
Einleitende Worte 144
1. RABL'S Kunst der Berichterstattung und Polemik 145
Citat aus dem Beginn von RABL'S Abhandlung von 1901 . . . 145
- a) Vorgehen gegen BRAUS 146
Kennzeichnung und Würdigung von RABL'S Kampfweise (146, 147).
- b) Verfahren gegen GEGENBAUR 147
Unvollständigkeit und Ungleichmäßigkeit von RABL'S »Theoretisch-kritischer Darstellung« (147—149). Aufführung einer Anzahl seiner Urtheile über GEGENBAUR und Unzuverlässig-

keit seiner Berichterstattung; Richtigstellung derselben und Hinweise auf RABL's eigenes Verfahren (149—159); Halbwirbel (Anm. zu 155), Gesamtturtheil über RABL's Vorgehen (159, 160).	
2. RABL's Selbsteinschätzung seiner Leistungen und seiner Methode	160
RABL's ontogenetische Methode und seine Ausschließung der Cänogenese (160—163). Das ontogenetische Präparat und seine öffentliche Demonstration (Anm. zu 160, 161). Citate aus RABL's Schriften von 1900 und 1901 und Beleuchtung derselben (163—165).	
3. RABL's Angaben über den metameren Bau der paarigen Fischflossen	165
Kurze historische Bemerkung (Unterscheidung der metameren Anlage der Muskeln und Nerven und der nicht metamerischen Entstehung und Natur des Skelettes der paarigen Extremitäten durch die GEGENBAUR'sche Schule) (165).	
a) Muskeln und Nerven der paarigen Fischflossen	166
Alte Erkenntnis ihrer metameren Natur (166), Verdienste RABL's um die Ontogenese (166). Irrthümer RABL's (RABL'sche Formel, früheres Übersehen der polyneuren Muskelgeflechte und dadurch bedingte fehlerhafte Schlüsse), BRAUS' Nachweise, sowie dessen Angaben über anfängliche Diskrepanz und Konkordanz zwischen Muskulatur und Skelet (166—170).	
b) Skelet der paarigen Fischflossen	170
Kurze historische Darstellung der Archipterygium-Theorie und der Seitenfalten-Theorie (170—175). Irrthümlicher Schluss DOHRN's und RABL's hinsichtlich einer Metamerie des Flossenskeletes auf Grund der Metamerie seiner Muskulatur (175); die Muskeln bauen das Flossenskelet nicht auf, sondern gestalten es nur um, wobei sie auch nicht die einzigen Faktoren sind (175, 176). Beurtheilung des RABL'schen Versuches, die Bildung des Basipterygium aus den Anastomosenbildungen der Muskulatur zu erklären (176, 177). Einheitliches, kontinuierliches ontogenetisches Auftreten des Gürtelskeletes und Flossenskeletes; Ignoriren des Schultergürtels durch RABL, seine cänogenetische Deutung der ontogenetischen Vorgänge und seine unberechtigten der GEGENBAUR'schen Schule gemachten Vorwürfe und Behauptungen (177—182).	
4. RABL's Angaben über die Seitenfalte, ihre Versorgung mit Muskulatur und Skelet und ihre Sonderung in das vordere und hintere Extremitätenpaar	182
a) Seitenfalte (Hautflosse)	182
Gute frühere Beobachtung und ungerechtfertigte cänogenetische Schlussfolgerung RABL's, sein Verhalten gegen BRAUS und GEGENBAUR (182, 183). Fiktive phylogenetische Existenz der Seitenfalte (183, 184).	
b) Entstehung und besondere Bildung der beiden Flossenpaare . .	184
Physiologische Angaben RABL's über die Funktion der paarigen Flossen und Beurtheilung derselben (184, 185). Seine weiteren Angaben über die seitlichen Flossensäume und ihre Versorgung	

mit Muskulatur und Skelet von beiden Enden her (Ausbildung von zwei Flossenpaaren) (185, 186). Irrthümliche Gegenüberstellung der Brustflosse und Bauchflosse (186—188); irrthümliche Vergleichung der Radientwicklung der paarigen Flossen der Selachier und Knorpelganoiden mit der invertierten Drehung der Dipnoer-Flossen (188). Diametral entgegengesetzte Schlussfolgerungen aus den Prämissen (188, 189). Das Gegentheil zeigende ontogenetische Beobachtungen (189). Unzureichende Begründung für die Zweizahl der Flossenpaare (189, 190). Überflüssige Annahme der Seitenfalte bei den Vorfahren der Dipnoer und Amphibien, Ignoriren des Schulter- und Beckengürtels bei denselben (191). JAEKEL's Hypothese (191, 192).

- c) Ausgang der Dipnoerflosse und des Chiropterygium 192
 RABL's fundamentale Scheidung der paarigen Fischflossen und der paarigen Extremitäten der Dipnoer und Amphibien; Zurückweisung dieser Scheidung (192—194). Schwierigkeiten betreffend die Xenacanthidae und sonstige irrthümliche Folgerungen in Folge des ersten Grundfehlers (194—196).
- 5. RABL's Anschauungen und Nachweise hinsichtlich der weiteren Ableitung der Dipnoerflosse und des Chiropterygium 197
- a) Historisches und Allgemeines 197
 RABL's Vorführung der Schemata der pentadaktylen Extremität (197). Verschiedene Befunde und Auffassungen sowohl bei vergleichenden Anatomen wie bei Embryologen (197—200). RABL's Vergleichung des zweizehigen Entwicklungsstadiums der Urodelen-Gliedmaße mit der zangenartigen Extremität der Arthropoden (200).
- b) RABL's Untersuchungsmethode 201
 Gutes und Irrthümliches in RABL's Methode (201). Nachweis des Versagens der ontogenetischen Methode an den Beispielen des Fußes des Pferdes und der vorderen Extremität der Blindschleiche und Hinweis auf die besseren Resultate der Paläontologie und vergleichenden Anatomie, namentlich bei Berücksichtigung der korrelativen Gebilde (202—205).
- c) Einiges über die specielleren Ausführungen RABL's 205
 - α) Dipnoer 205
 Ungleich größere Wahrscheinlichkeit der Rückbildung der Flossen von Protopterus und Lepidosiren gegenüber RABL's Annahme, der in ihnen die Ausgangsformen für die Flosse von Ceratodus erblickt (205—207).
 - β) Urodele Amphibien 207
 Hinweis auf die eine Rückbildung der Extremitäten von Amphiuma und Proteus indicirenden Instanzen; umgekehrtes Verfahren von RABL (207). Seine Mittheilungen über die Ontogenese der Urodelen-Extremität (207—209). Mahnung zur Vorsicht, Beurtheilung von RABL's Versuch; Variabilität (209—211). Angaben über Proteus und Amphiuma (212,

213). Würdigung von RABL's paläontologischen Angaben (Perennibranchier, Stegocephalen) (214—217).	
6. RABL's Leistungen als Systematiker und Genealog	218
Kluft zwischen Knorpelfischen auf der einen Seite und Dipnoern, Amphibien und Amnioten auf der anderen Seite; Xenacanthiden (218). Stegocephalen (218). Ganoiden (220). Stellung der Störe zu den Selachiern; RABL's Urform (221—224).	
7. Zusammenfassung	224
RABL's aggressive Polemik, Herabsetzung der Arbeiten einer anderen Richtung, Selbstschätzung seiner eigenen Methode und seiner Leistungen (224, 225). Unvollständigkeit und Unzuverlässigkeit seiner historisch-kritischen Darstellung (225—227). Physiologische Erwägungen RABL's (227); Richtung und Methode von RABL's Forschung (227, 228). Behaupteter Aufbau des Skeletes durch die Muskulatur (228) und Erschließung der Metamerie des paarigen Flossenskeletes aus seiner kontinuierlichen ontogenetischen Anlage (229), Beurtheilung der Seitenleiste (229, 230), Beziehungen der Muskulatur zum Skelet (230, 231). RABL's Scheidung der Verhältnisse bei den Knorpelfischen und bei den Dipnoern und Vorfahren der Amphibien und Amnioten (231, 232). Hervorsprossen des Skeletes der freien Flosse oder Extremität aus dem Gürtelskelet und grundlegende Bedeutung des letzteren (232 bis 234). RABL's Versuch der Erklärung der Zweizahl der Flossen- und Extremitätenpaare (234). Wiederholte Irrthümer und Widersprüche RABL's bei Anwendung seiner Beweismittel (234, 235). Zerreißung der natürlichen Zusammenhänge (235, 236) und Umkehrung der Entwicklungsfolgen (236, 237), paläontologische und systematische Exkursionen (237). Allgemeine Würdigung von RABL's Schrift (237, 238).	
Schlusswort	238
Erklärung der Absicht (238). Zusammenarbeiten der verschiedenen Methoden (238—240). Angriffe DOHRN's und RABL's (240, 241). Meine Beurtheilung ontogenetischer Arbeiten (241, 242). Aussprüche DOHRN's betreffend den Kompetenzkonflikt zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie, mit specieller Rücksichtnahme auf die occipitalen Somiten und Nerven und die Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven (242); Beleuchtung und Richtigestellung derselben (242—251). Meine Zurücknahme einer früher behaupteten Cänogenese und Insuffizienz der Ontogenese auf Grund neuer korrekterer ontogenetischer Beobachtungen; manche Cänogenesen beruhen auf ontogenetischen Beobachtungsfehlern und werden sich mit der Verbesserung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vermindern (251—254). Abweisung eines gegenseitigen Zweikampfes der vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Methode und erfreulicher Ausblick beim Hand in Hand Gehen beider (254).	
Litteraturverzeichnis	255
Inhaltsübersicht	270

Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia.

Von

Julius Tandler,

Wien.

(Aus dem Laboratorium der I. anatomischen Lehrkanzel in Wien.)

Mit Tafel III—V und 34 Figuren im Text.

Vorliegende Arbeit schließt sich eng an zwei Publikationen aus den Jahren 1898 und 1902 an, in welchen ich die Resultate meiner vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Kopfarterien bei den Mammalia veröffentlicht habe.

Vorwurf dieser Arbeit soll die Entwicklungsgeschichte der arteriellen Kopfgefäße bei den Säugern sein. Da sich diese Gefäßabschnitte aus bestimmten Theilen der Aortenbogen ableiten lassen, soll auch die Entwicklung des Aortenbogensystems in den Rahmen dieser Arbeit aufgenommen werden. Und dies um so mehr, als es mir, wie ich glaube, einerseits gelungen ist, die Lehre von dem Aufbau der Aortenbogen nach der einen oder anderen Richtung zu vervollständigen, andererseits weil speciell das Aortenbogensystem der Ratte, in seiner Entwicklung bisher nicht untersucht, einige nicht uninteressante Abweichungen zeigt. Wenn ich mir auch des Umstandes sehr wohl bewusst bin, dass die morphologische Deutung der hier gewonnenen Befunde bei vorgeschrittener Erkenntnis der Verhältnisse, wie sie von den unterhalb den Säugern stehenden Ordnungen geboten werden, bedeutend erleichtert und vervollkommenet werden würde, so möchte ich dennoch in Vorliegendem die Entwicklungsgeschichte der arteriellen Schädelgefäße darstellen, da einerseits die hier vorgebrachten Thatsachen in sich abgeschlossen sind, andererseits mir die Möglich-

keit geboten wird, mich bei der weiterzuführenden vergleichend-anatomischen Untersuchung auf bereits bekannte Befunde berufen zu können.

Gestützt wurde ich in der Absicht, die Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia hier separat zu publiciren, durch die bereits in der Einleitung zur vergleichenden Anatomie gegebenen Argumente, durch die Ausdehnung des zu bearbeitenden Gebietes und durch die Fülle der sich bietenden Thatsachen.

Die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der hier in Betracht kommenden Gefäßabschnitte wurden an Embryonen von Ratte und Mensch durchgeführt. Hierbei wurden die Verhältnisse an einer lückenlosen Serie von Stadien nur bei der Ratte durchgearbeitet; beim Menschen wurden alle jene Stadien berücksichtigt, deren ich überhaupt habhaft werden konnte. Die einzelnen Entwicklungsstadien beim menschlichen Embryo wurden mit den am Ratten-Embryo gewonnenen nach Möglichkeit analogisirt.

In wie weit mir das Recht zusteht, die in speciellen Fällen gewonnenen Resultate zu verallgemeinern, soll im Résumé aus einander gesetzt werden.

Was die Eintheilung dieser Arbeit anbelangt, wäre kurz Folgendes zu sagen:

Zuerst soll nur diejenige Litteratur in einem eigenen Kapitel berücksichtigt werden, welche sich auf die Arteria stapedia in ihrer Entwicklung bezieht. Daran schließe sich eine kurze Darlegung der Verhältnisse der Kopfarterien, und vor Allem der Arteria stapedia im bleibenden Zustand mit specieller Berücksichtigung der Ratte. Nach der Besprechung der von mir angewendeten Untersuchungsmethoden folge die Beschreibung der Rattenstadien.

Ein eigenes Kapitel sei der Besprechung der Stadien am menschlichen Embryo gewidmet. Hierauf folge nebst einer kurzen Litteraturangabe über die Aortenbogen und ihre Derivate das Résumé.

In diesem möchte ich, wenn auch nur andeutungsweise, darauf zu sprechen kommen, was bei den jetzigen Kenntnissen von Thatsachenmaterial bei den tieferen Formen der Vertebraten bezüglich der Phylo- und Ontogenese der Kopfarterien zu erwarten sei.

Ich habe mich bemüht, durch Abbildungen von Modellen und Sagittalkonstruktionen, sowie durch Wiedergabe von Schemen das Gesagte nach Möglichkeit zu veranschaulichen; im Interesse der Deutlichkeit soll auch dort, wo dies nothwendig ist, eine schematisirte Darstellung von Schnitten im Texte Aufnahme finden.

I. Litteratur über die Arteria stapedia.

Da ich bei meinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Kopfarterien nur so viel als unbedingt nothwendig aus der vorliegenden Litteratur über die Entwicklungsgeschichte dieser Arterienabschnitte anführte, möchte ich hier die litterarischen Angaben über diesen Gegenstand so weit als möglich berücksichtigen. Ich möchte gleich anführen, dass mir möglicherweise die eine oder andere Angabe entgangen ist, und dies um so mehr, als sich ja verstreute Bemerkungen über Gefäßverhältnisse oft in Arbeiten finden, die sich mit der Morphologie ganz anderer Organe beschäftigen. Es soll an dieser Stelle nur die Litteratur über die Arteria stapedia Berücksichtigung finden, während — wie einleitend erwähnt — erst später die auf die Aortenbogen bezüglichen litterarischen Daten angeführt werden sollen.

Bei dem lebhaften Interesse, das von Seiten der Anatomen gerade in den letzten Jahren der Morphologie der Gehörknöchelchen entgegengebracht wurde, ist es nicht zu verwundern, dass die verschiedenen Autoren, die sich mit der Entwicklungsgeschichte des Stapes beschäftigten, auch das den Steigbügel durchsetzende Gefäß erwähnen. Da BROMAN in seiner Arbeit »Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen« eine übersichtliche Litteraturzusammenstellung giebt, möchte ich mich hier nur auf die Anführung der die Arteria stapedia direkt betreffenden Daten einlassen.

Die chronologische Reihenfolge der Autoren ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich:

- 1) SALENSKY . . . 1880
- 2) FRASER . . . 1882
- 3) GRADENIGO . . 1887
- 4) NOORDEN . . . 1887
- 5) RABL 1887
- 6) STADERINI . . . 1891
- 7) DREYFUSS . . . 1892
- 8) BAUMGARTEN . . 1892
- 9) SIEBENMANN . . 1894
- 10) JAKOBI 1895
- 11) ZONDEK 1895
- 12) HEGETSCHWEILER 1898
- 13) BROMAN 1899
- 14) GROSSER 1901.

So weit mir bekannt, hat SALENSKY (1880) als der Erste den Durchtritt eines Gefäßes durch die Stapesanlage am Embryo beschrieben. Er nennt dieses Gefäß, das er an einem $1\frac{1}{2}$ cm langen Schaf-Embryo, von der Arteria carotis kommend, beschreibt, Arteria mandibularis und hält es für einen »embryonalen Ast«, da der von diesem Gefäße versorgte Mandibularfortsatz später dem Stromgebiete der Arteria carotis externa angehört. In einem älteren Stadium, behauptet SALENSKY, sei die Arteria mandibularis bis in das Innere der Gaumenplatte zu verfolgen. Er konnte das Gefäß auch noch an einem 3 cm langen Schaf-Embryo nachweisen.

Die von SALENSKY beigegebenen Abbildungen sind allerdings etwas mangelhaft, so halte ich, abgesehen von der Verwechslung der Arteria carotis interna mit der Vena jugularis, worauf auch schon FRASER aufmerksam machte (Fig. 1 Cr), auch das in Fig. 10 mit *Am* — Arteria mandibularis — bezeichnete Gefäß für die Carotis cerebialis.

FRASER, der im Jahre 1882 die Entwicklungsgeschichte der Ossicula auditus untersuchte, beobachtete bei Embryonen verschiedener Säuger ein durch die Stapesanlage ziehendes Gefäß. Er knüpfte daran die ganz richtige Ansicht, dass dieses bei einer Reihe von Säugern bald verschwinde, während es bei anderen durch das ganze Leben bestehen bleibe.

Zum ersten Typus gehöre: Schwein, Hund, Schaf, Kalb und Mensch; hier sei das Steigbügelgefäß als Arteria stapediale anzusprechen. Der zweite Typus werde durch die Ratte repräsentirt; hier nennt FRASER das Gefäß Arteria stapedio-maxillaris.

Am Ratten-Embryo schildert FRASER den Verlauf dieser Arterie beiläufig folgendermaßen: »Bei der Annäherung an den ventralen Theil der knorpeligen Wand der Cochlea theilt sich die Carotis in zwei Zweige, deren erster beträchtlich oral vom zweiten liegt. Einwärts von der cochlearen Wand, auf dem Wege ins Cavum cranii, verläuft der erste als Carotis interna. Der andere geht außen von der Cochlea dorsal und leicht einwärts vom Suleus tympanicus durch den embryonalen Ring des Stapes, ihn so zu sagen durchbohrend; er geht dann ventral vom Nerven nach vorn, wo er lateral vom Ganglion Gasseri, medial vom mandibularen Theil des Trigeminus liegt. Das Gefäß tritt dann in Beziehungen zum maxillaren Antheile des fünften Hirnnerven und verläuft unterhalb des Nerven in dessen ganzer Länge, bis es sich in Zweige für das Gesicht theilt. Während des Verlaufes giebt die Arterie mehrere dünne Zweige ab,

welche nach verschiedenen Richtungen verlaufen, von denen übrigens einer in den Mandibularbogen geht. Die Arteria stapediale der Schweine-Embryonen, die man als Repräsentanten derjenigen Gruppe annehmen kann, bei der sie frühzeitig verschwindet, hat denselben Verlauf von der Carotis communis durch den Ring des Stapes aufwärts bis zum Ganglion des siebenten Nerven, wo sie sich in zwei kleine Äste theilt, die lateral vom Ganglion Gasseri verlaufen, über das hinaus ich sie nicht verfolgen konnte.«

Bei der erwachsenen Ratte ist sie eine starke und wichtige Arterie mit folgendem Verlauf:

»... Die Stapedia zieht durch ein Loch im Alisphenoid..., sie spielt eine wichtige Rolle bei der Durchbohrung des Stapes; alle Mammalia mit durchbohrtem Stapes haben in irgend einem Entwicklungsstadium eine Arteria stapediale.« Wie sehr sich FRASER abmühte, die Zugehörigkeit der Arteria stapediale zu irgend einem Theile des Aortenbogensystems nachzuweisen, geht aus folgender wörtlich citirter Stelle hervor: »It has some particular relation to RATHKE's arches... I had thought at first, that it was the artery of the hyoidean arch, in which case it would have afforded strong presumptive evidence in favour of the stapes being a part of the cartilage of this arch, but the careful tracing of the artery in the embryo Rat and its distribution to the maxillary arch made me forego the idea.«

Jedenfalls gehört die Arbeit FRASER's zu denen, welche noch die meisten positiven Befunde bezüglich der hier in Betracht kommenden Gefäßabschnitte aufzuweisen haben.

Die 1887 erschienene Arbeit von GRADENIGO »Die embryonale Anlage des Mittelohres« enthält eine Reihe von Angaben über die Arterien im Bereiche der Paukenhöhle, ohne dass natürlich die morphologische Bedeutung dieser Gebilde genauer untersucht worden wäre. Die Beschreibung und auch die Abbildung der hier in Betracht kommenden Gebilde sind leider nicht klar genug, um die Angaben GRADENIGO's auch vollkommen zu verstehen. Er unterscheidet eine Arteria stapediale, eine Arteria hyoidea und eine Arteria mandibularis. So heißt es z. B. gelegentlich der Beschreibung eines Katzen-Embryos von 15 mm:

»Die Carotis steigt entlang der Medianlinie (?) an der hinteren Wand des Darmkanals; biegt sich nach außen und hinten, und giebt in der Höhe des vorderen Endes des Canalis cochlearis einen kurzen Ast ab, welcher sich bald verzweigt; ein Arm steigt nach

hinten (*Arteria stapedia*lis), der andere biegt sich nach unten hinten und geht zwischen *Jugularis* und *Facialis* durch (*Arteria hyoidea*). Die *Arteria stapedia*lis durchbohrt den *Annulus stapedia*lis, von welchem später die Rede sein wird, und theilt sich wieder in zwei Äste, von welchen der vordere gegen das Auge zu verläuft.« An einer anderen Stelle beschreibt er eine kleine Arterie, welche die *Chorda tympani* in den mandibularen Bogen begleitet (*Arteria mandibularis*). In der Zusammenfassung heißt es dann: »Die *Arteria stapedia*lis stammt mittels einem, mit der *Arteria hyoidea* gemeinsamen Aste von der *Carotis* ab.« An einem Katzen-Embryo von 2 cm, dessen Beschreibung nun folgt, zweigt die *Arteria stapedia*lis wieder »direkt von der *Carotis* ab, weshalb weist sie eine beträchtliche Länge auf«.

Im Stadium III nach GRADENIGO (erstes Auftreten des Knorpelgewebes) ist die *Arteria stapedia*lis bereits sehr dünn geworden und »stammt jetzt unterhalb dem vorderen Theile der periotischen Kapsel direkt von der *Carotis* ab«.

Von der *Arteria hyoidea* ist weiter eben so wenig wie von der *Arteria mandibularis* die Rede. Es dürfte wohl schwer sein, sich nach dem Gesagten ein Bild von dem Verlaufe dieser Gefäße zu machen. Die beigegebenen Zeichnungen sind auch kaum geeignet, diesbezüglich aufklärend zu wirken.

V. NOORDEN behandelt in der 1887 erschienenen Arbeit über die Anatomie der knorpeligen Schädelbasis menschlicher Embryonen auch die Entwicklung des Stapes und erwähnt bei dieser Gelegenheit das durch den Stapes ziehende Gefäß.

»Ein sehr kleines Gefäßchen, *Arteria stapedia*, bei *Zw* (18,5 mm N.L., ca. 7 $\frac{1}{2}$ W. alt) nicht weit verfolgbar (auch nicht mittels der Rekonstruktionsmethode), drängt sich zwischen die Säulchen« des Stapes.

Bei dem Embryo *Lhs* (17 mm N.L., ca. 50 Tage alt) hat NOORDEN die *Arteria stapedia* bis in die *Carotis* verfolgen können. Weiter findet sich keine hierher gehörige Angabe in der citirten Arbeit.

In dem Aufsätze »Über das Gebiet des *Nervus facialis*« kommt RABL (1887) auch gelegentlich der Zugehörigkeit des Stapes zum Hyoidbogen auf eine den Steigbügel durchbrechende Arterie zu sprechen, ohne sonst näher auf diese Verhältnisse einzugehen. Die betreffende Stelle lautet:

»Lateralwärts von der Ohrkapsel und zugleich ventralwärts verläuft ein Ast der *Carotis interna* von hinten nach vorn (*A. stapedia*

[HYRTL], *A. mandibularis* [SALENSKY]); um diesen krümmt sich das Blastem herum, und zwar in der Weise, dass es später die Arterie mit zwei Schenkeln, eben den beiden Schenkeln des Steigbügels, umfasst.«

Aus der 1891 erschienenen Arbeit STADERINI's, die mir im Original nicht zugänglich war, sei der hierher gehörige Befund nach BROMAN ganz kurz angeführt. Zur Untersuchung wurden Schweins-Embryonen verwendet und STADERINI führt an, dass sich der Annulus stapediale als ein Zellring um die Arteria stapediale anlegt.

DREYFUSS erwähnt ganz nebenbei das Vorkommen der Arteria stapedia bei dem Meerschweinchen-Embryo von 22 Tagen, während sie an einem 17tägigen Embryo schon verschwunden sein soll.

Auf Taf. XX Fig. 4 illustriert DREYFUSS die Verhältnisse an einem Schnitt durch einen Kaninchen-Embryo von 16 Tagen und bezeichnet daselbst einen zwischen Canalis semicircularis und N. facialis gelegenen Hohlraum mit *Car* als Carotis. Ob hier ein Druckfehler oder ein Versehen des Autors vorliegt, kann ich nicht entscheiden, doch halte ich diesen Raum für das Cavum tympanicum. Die Carotis kann wohl an dieser Stelle nicht gelegen sein.

BAUMGARTEN, der 1892 über die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen an einem menschlichen Embryo von 30 mm Scheitel-Steißlänge untersuchte, findet an diesem Embryo eine ganz kleine, wahrscheinlich schon im Stadium der Involution befindliche Arteria stapediale, um deren sonstige Verhältnisse er sich weiter nicht kümmert. Er findet nur im Stapesring »eine winzige Gruppierung von Zellen, *A.st.*, die in der Mitte ein feines Lumen erkennen lassen«.

SIEBENMANN erwähnt in seiner Arbeit (1894) über »Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4. bis 6. Woche« die Arteria stapedia und bildet sie in Fig. 8, 13 und 14 ab. Die erste Abbildung gehört dem Embryo Ko der Baseler Sammlung (10,5 mm N.L.) an, Fig. 13 und 14 sind von einem 15 mm N.L. messenden Embryo gewonnen.

JAKOBI und ZONDEK erwähnen die Arteria stapedia an menschlichen Embryonen ganz oberflächlich, Ersterer in einer Arbeit über das menschliche Primordialcranium, Letzterer in seinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen.

Beide Arbeiten sind 1895 aus dem II. anatomischen Institut in Berlin hervorgegangen.

In seiner Arbeit über »Die embryologische Entwicklung des Steigbügels« erwähnt HEGETSCHWEILER 1898 die Arteria stapedia an

einem Katzen-Embryo von 13 mm Scheitel-Steißlänge, das an einem Embryo desselben Thieres von 24 mm Sch.St.L. schon verschwunden sein soll. An einem 18 mm Scheitel-Steißlänge messenden menschlichen Embryo konnte HEGTSCHWEILER die Arteria ebenfalls nachweisen: »an seine (Steigbügel) mediale Seite tritt die aus der Carotis entspringende Arteria stapediale heran«.

In der im Jahre 1899 erschienenen Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen hat BROMAN auch die arteriellen Verhältnisse der Ohrgegend, so weit dies im Rahmen seiner Arbeit lag, berücksichtigt. Seine Angaben sind, als an einer großen Zahl von menschlichen Embryonen erhoben, für die hier zu behandelnden Fragen von bedeutendem Interesse. Auf einige Punkte seiner Arbeit soll erst gelegentlich meiner eigenen Untersuchungen zurückgekommen werden, hier sollen die wichtigsten auf das Gefäßsystem bezüglichen Stellen seiner Publikation angeführt sein.

An einem 8,3 mm N.St.L. messenden Embryo beschreibt BROMAN eine Arteria stapediale, welche das Stapesblastem durchsetzt. Weiter unten heißt es dann wie folgt: »Die Arteria stapediale vereint sich mit der Arteria hyoidea Gradenigo zu einem Stamm, der sich nach kurzem Verlauf medial aufwärts mit der Art. carotis int. vereint.« Auf Taf. A Fig. 6 ist dieses Verhältnis auch abgebildet. Von den weiteren Arterienverhältnissen desselben Embryo giebt BROMAN noch folgende Beschreibung:

»Im folgenden Schnitt zieht quer über die Chorda tympani — ungefähr an der Grenzfurche der beiden Bogen — eine kleine Arterie, die bedeutend weiter nach vorn (Schn. 140) von der Carotis ausgehend, lateral und aufwärts durch die mediale Partie des Hyoidbogens verläuft, um, nachdem sie die Chorda tympani erreicht, dieser auf das Gebiet des Mandibularbogens hinein zu folgen. Obgleich diese Arterie also nicht von der Carotis »in der Höhe des gemeinsamen Astes der Arteria stapediale und der Arteria hyoidea« abgeht, so ist sie wohl, nach ihrem Verlauf zu urtheilen — doch mit GRADENIGO's »Arteria mandibularis« identisch. — Auch die Arteria stapediale (die SALENSKY A. mandibularis nennt) läuft medial von der inneren Visceralfurche auf das Gebiet des Mandibularbogens hinüber, wo sie sich lateral von der V. jugularis verliert.«

Bei Besprechung des nächstälteren Stadiums, eines Embryo von 11,7 mm N.St.L., heißt es:

»Auch die Arteria stapediale hat in Größe zugenommen. Da-

gegen scheint die A. hyoidea kleiner als vorher; eben so auch die A. mandibularis.«

Am ca. 16 mm N.St.L. messenden Embryo beschreibt BROMAN die Verhältnisse folgendermaßen: »Die Arteria stapedia geht gerade unter dem vorderen Theil der Pars cochlearis von der Carotis interna aus. Die Arteria hyoidea primitiva, die sich im vorigen Stadium mit der Arteria stapedia vereinte, habe ich eben so wenig wie die Arteria mandibularis primitiva entdecken können.«

An einem Embryo von 20,6 mm N.St.L. geht die Arteria stapedia gleich unter dem vorderen Theil der Pars cochlearis von der Carotis interna aus und verläuft nach oben und lateralwärts durch den Stapesring. Die Arteria hyoidea ist schon verschwunden.

Die Arteria stapedia beginnt sich nun zurückzubilden; am 40 mm N.St.L. messenden Embryo ist sie nach Angabe BROMAN's wohl noch deutlich, bei einem 55 mm Sch.St.L. langen Embryo ist sie noch im Stapesring nachweisbar, am 70 mm langen Embryo ist sie bereits atrophirt.

»... an ihrem früheren Platze sieht man jetzt einen Bindegewebsstrang durch den Stapes laufen.«

Wie aus dem bisher Angeführten deutlich ersichtlich ist, wurden wohl von einer Reihe von Autoren Gefäße im Bereiche der Paukenhöhlenregion beschrieben, aber alle diese Beschreibungen basiren nicht auf genauen Untersuchungen des Gefäßsystems, sondern stellen nur die Vermerkung von Befunden dar, wie sie bei dem Studium betreffend die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen gemacht wurden. Die Erkenntnis der Gefäßverhältnisse war nur Mittel zum Zweck nie aber Vorwurf der betreffenden Arbeit.

Alle diese Publikationen sind vor der Veröffentlichung meiner vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Kopfarterien der Säuger erschienen. Denn auch BROMAN konnte, da seine Arbeit nur ganz kurze Zeit nach dem Erscheinen der meinigen fertig wurde, von dieser keine Kenntnis haben.

Bei der von meinem Kollegen GROSSER 1901 publicirten Abhandlung finden wir zum ersten Male die Entwicklungsgeschichte der Arteria stapedia bei einer Thierform ausführlich besprochen. Wie schon aus dem Titel der Arbeit: »Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiropteren« hervorgeht, handelt es sich hier um eine angiologische Untersuchung und nicht um die Konstatirung von Befunden gelegentlich anderweitiger Studien.

GROSSER hat die hier in Betracht kommenden Verhältnisse an fünf Embryonen von *Rhinolophus* (I. 4³/₄ mm, II. und III. 6¹/₄, IV.

und V. $7\frac{1}{4}$ mm) zu untersuchen Gelegenheit gehabt und sagt einleitend Folgendes:

»Die drei jüngsten Embryonen von *Rhinolophus* gleichen sich in Bezug auf die Arterien des Kopfes fast vollständig; der wichtigste Unterschied betrifft die Stapedia.« Nach Beschreibung der Aortenbogen äußert sich GROSSER über die Arteria stapedia folgendermaßen:

»Die Art. carotis interna verläuft beim jüngsten Embryo astlos bis zum Zwischenhirn, bei den anderen beiden Embryonen giebt sie in der Paukenhöhle eine Art. stapedia ab, welche sich in zwei kurze Äste theilt — wohl die Anlagen der beiden späteren Hauptäste der Arteria stapedia.« Die Versorgung des Kieferapparates in diesen Stadien beschreibt GROSSER als sehr auffallend. Da es nun, wie ich glaube, bis zu einem gewissen Grade möglich sein wird später diesen Befund zu deuten, will ich ihn an geeigneter Stelle wörtlich citiren, möchte nur hier denselben in seinen Hauptzügen wiedergeben. Der Oberkieferfortsatz wird bei diesen jüngsten Stadien zusammen mit den lateralen Theilen des Mandibular- und Hyoidbogens von einem eigenen Aste der Carotis externa versorgt. An dem $7\frac{1}{4}$ mm langen Embryo ist das beschriebene Gefäß für den Oberkiefer aus der Carotis externa verschwunden; diese endet als Arteria lingualis. »Dafür hat sich die Art. stapedia weiterentwickelt und das Gebiet des erstgenannten Gefäßes übernommen. Sie zerfällt in zwei Äste, deren oberer der Art. stapedia des erwachsenen Thieres entsprechend oberhalb des Auges verläuft, neben dem ersten Aste des Trigeminus und in der lateralen Nasenwand endet. Der untere Ast giebt die Art. alveolaris inferior ab und tritt selbst aus der Paukenhöhle neben dem dritten Aste des Trigeminus in die Schädelhöhle ein, liegt hier unmittelbar medial vom Ganglion Gasseri und schließt sich dann als Art. infraorbitalis dem zweiten Aste an.«

An einem anderen $7\frac{1}{4}$ mm weiter entwickelten langen Embryo sind die definitiven Verhältnisse, wie GROSSER beschreibt, schon größtentheils eingetreten.

Die Arteria alveolaris inferior (und damit auch die Art. infraorbitalis) ist vermittels einer Anastomose lateral vom MECKEL'schen Knorpel mit der Carotis externa in Verbindung getreten. Das proximale im Cavum tympanicum gelegene Stück des unteren Astes der Arteria stapedia ist zu Grunde gegangen.

An einem $9\frac{1}{4}$ mm langen Embryo von *Vespertilio murinus* fand GROSSER an der rechten Seite des Objektes eine typische A. stap.

mit einem oberen und unteren Aste. Von letzteren zieht ein Ast längs des III. Trigeminusastes in die Anlage des Unterkiefers und anastomosirt lateral vom MECKEL'schen Knorpel mit der Arteria carotis externa.

An der linken Seite dieses Embryo fand GROSSER eine Varietät, auf die ich als eine wichtige Bestätigung meiner Arbeit über die Arteria stapedia erst im Résumé dieser Abhandlung zu sprechen kommen will; dort sollen die Ausführungen GROSSER's wörtlich citirt erscheinen. Die Untersuchung je eines älteren Embryo von *Vespertilio murinus* und von *Vesperugo pipistrellus* ergab ähnliche Verhältnisse, wie sie den erwachsenen Thieren dieser Species eigen sind, und können daher hier übergangen werden. Es wird sich im Laufe dieser Arbeit zeigen, dass ich die von GROSSER gewonnenen Resultate über die Entwicklung der Kopfarterien der Chiropteren, welche im Großen und Ganzen meine phylogenetisch basirten Postulate über den Aufbau dieser Gefäßabschnitte bestätigten, auch als für die von mir untersuchten Species vollkommen zu Recht bestehend fand. Wenn GROSSER die ersten Stadien aus dem Entwicklungsgange der Arteria stapedia in seiner ausführlichen Arbeit nicht näher behandelt, so liegt der Grund dafür vor Allem in der geringen Anzahl von Embryonalstadien, die ihm von Chiropteren zur Verfügung stand.

II. Arteria stapedia.

Es wird sich vielleicht empfehlen, gleich hier die von mir seiner Zeit am Anfange meiner vergleichend-anatomischen Untersuchung gegebene Definition der Arteria stapedia zu geben, da sich die weiteren Auseinandersetzungen über diese Arterie zu mindest bezüglich der Nomenklatur einfacher gestalten dürften. Es ist mir seiner Zeit möglich gewesen nachzuweisen, dass die Arteria stapedia ein primäres, allen Säugethieren zukommendes Gefäß ist, das in seinen persistenten Abschnitten variant die Grundlage zur späteren Versorgung des Kieferapparates bietet.

Ich definirte daher diese Arterie folgendermaßen:

Unter Arteria stapedia, oder stapedialem Gefäß ist die aus der Carotis interna stammende, beim Embryo die Stapesanlage durchbrechende, späterhin zwischen den Stapesschenkeln durchziehende Arterie zu verstehen, gleichgültig ob diese im speciellen Falle vollständig erhalten, rudimentär geworden oder abschnittsweise ver-

schwunden ist. Ich möchte gleich hier anfügen, dass ich bei meinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen zu dem Resultate gelangt war, dass die *Arteria stapedia* primär nur die Orbitalregion und den Oberkiefer als Versorgungsgebiet besitze, dass ich aber diesen Befund durch die vorliegenden Untersuchungen, wie noch gezeigt werden wird, dahin erweitert habe, dass diese Arterie auch das primäre Gefäß des Unterkiefers sei, eine Ansicht, die auch GROSSER für die Chiropteren geäußert hat.

Da die vorliegenden Studien vor Allem an embryonalem Material der weißen Ratte gemacht sind, möge hier zur Orientirung des Lesers die Beschreibung des Gefäßsystems der Ratte wiedergegeben sein, so wie ich sie seiner Zeit für dieses Thier gegeben habe. Neu dazu gefügt sind nur die Angaben über den *Arcus aortae* und die von ihm ausgehenden Äste, da ich damals auf diese Gefäßabschnitte nicht Rücksicht nahm. Sie mögen hier angeführt werden, da ich auf die einzelnen Phasen in der Entwicklung dieses Gefäßabschnittes bei der folgenden Besprechung der einzelnen Embryonalstadien zu sprechen kommen werde.

Gerade an der Stelle, wo die *Aorta ascendens* in den *Arcus aortae* umbiegt, entsteht als erster Ast die *Arteria anonyma*, unmittelbar darauf (ca. 1 mm bei der erwachsenen Ratte) die *Arteria carotis communis sinistra*, auf welche die *Arteria subclavia sinistra* beiläufig in derselben Entfernung folgt. Alle drei Gefäßstämme laufen Anfangs unter einander fast vollkommen parallel cranialwärts gegen die obere Brustapertur. Hierbei kommt die *Trachea* zwischen *Arteria anonyma* und *Carotis communis sinistra* zu liegen. Die *Arteria anonyma* ist verhältnismäßig lang und theilt sich in die *Arteria subclavia dextra* und in die *Carotis communis dextra*. Die erstere entsteht an der hinteren Wand des *Truncus communis* und ist daher in ihrem Anfangsstück von der letzteren gedeckt.

Die *Arteria carotis communis* zieht astlos von den stark entwickelten Speicheldrüsen und der mächtigen Halsmuskulatur gedeckt bis in die Höhe des *Larynx*. Hier theilt sie sich in zwei mächtige Stämme, die beide sofort am unteren Rande des *Musc. biventer* verschwinden.

Entfernt man diesen, so bietet sich folgendes Verhalten, wie es in Fig. 1 Taf. III dargestellt ist. Während der eine Ast mehr ventral und nach vorn zieht und sich sofort verzweigt, gesellt sich der andere Ast zum *Vagus*, um mit diesem astlos cranialwärts zu ziehen.

Das erste Gefäß ist die *Carotis externa*, das zweite die *Carotis interna*.

1) Die *Arteria carotis externa*. Diese giebt sofort nach ihrem Entstehen die ziemlich schwache *Arteria thyreoidea* ab. Dieser gegenüber entspringt die *Arteria occipitalis*. Dieses Gefäß ist gut entwickelt, kreuzt die *Arteria carotis interna* an der lateralen Seite und gelangt in die Nackenregion, um sich hier typisch zu verhalten.

Die *Carotis externa* setzt nun ihren Weg nach vorn und oben fort und theilt sich unmittelbar oberhalb des großen Zungenbeinhornes in drei ziemlich gleich starke Äste und zwar in die:

- a. *Arteria lingualis*,
- b. *Arteria maxillaris externa*,
- c. Fortsetzung des Hauptstammes.

Ad a. Die *Lingualis* ist das am meisten nach vorn gerichtete Gefäß. Sie zieht mit dem *N. hypoglossus* nach vorn gegen die Zunge.

Ad b. Die *Arteria maxillaris externa* liegt in der Furche zwischen dem den Unterkiefer nach unten überragenden *Musc. masseter* und dem vorderen Bauche des *Biventer*. Hier zieht sie schräg nach vorn und gelangt über den Unterkiefer am vorderen Rande des *Musc. masseter* in das Gesicht, um sich hier zu verzweigen. Noch in der Furche gelegen giebt das Gefäß einen starken Ast für die *Glandula submaxillaris* ab, ferner die schnauzenwärts ziehende *Arteria submentalis* und endlich ein Gefäß, das cranialwärts zieht, ab. Dieser Ast liegt medial vom Unterkiefer und verläuft am vorderen Rande des *Musc. pterygoideus* aufwärts.

Ad c. Dieser Ast ist die eigentliche Fortsetzung der *Arteria carotis externa*. Er biegt nach hinten um, gelangt in die *Fossa retro-mandibularis* und lagert sich hier zwischen den aufsteigenden Theil des Unterkiefers und die mächtige *Bulla tympanica*. Nun beschreibt das Gefäß einen nach vorn und lateral gerichteten Bogen und giebt hierbei einige Äste an die *Parotis* und an den *Musc. masseter* ab. Hierauf entlässt der Arterienstamm die *Auricularis posterior* und *anterior* und gelangt bis in die Höhe des Jochbogens, wo er als *Arteria transversa faciei* fast rechtwinklig umbiegend nach vorn über die Wange zieht.

An der Krümmungsstelle zweigt nach aufwärts eine ganz schwache *Arteria temporalis superficialis* ab. An derselben Stelle zieht vom Stamme ein kleiner Ast, die rudimentäre *Maxillaris interna*,

von der medialen Seite der Gefäßwand ab, der medial vom Unterkiefer verschwindet. Verfolgt man dieses Gefäß, so findet man, dass es sich nach ganz kurzem Verlaufe in zwei Äste spaltet: der eine zieht als *Art. alveolaris inferior* mit dem *Nervus mandibularis* in den Unterkiefer, der andere verliert sich im *Musc. pterygoideus externus*. Der ganze Gefäßstamm liegt lateral vom *Nervus mandibularis*. Eine Fortsetzung der *Arteria maxillaris interna*, denn so muss man dieses kurze medial vom Unterkiefer gelegene Gefäßstück bezeichnen, war trotz der Untersuchung vieler Fälle absolut nicht auffindbar. Man muss also sagen, die *Arteria maxillaris interna* dieser Thiere sei konstant rudimentär.

2) Die *Arteria carotis interna*. Dieses Gefäß zieht von der Ursprungsstelle aus der *Carotis communis*, wie schon beschrieben, mit dem *N. vagus* und *N. sympathicus* cranialwärts und theilt sich ca. $\frac{1}{4}$ cm unterhalb der stark nach abwärts vorspringenden *Bulla* in zwei Äste, von denen der eine mehr dorsal, der andere mehr ventral zu liegen kommt. Der erste ist das *stapediale Gefäß*, der zweite die Fortsetzung der *Arteria carotis interna*.

Die Abzweigung der *Arteria stapedia*, die bei anderen Thieren z. B. bei *Erinaceus* oder *Lemur* etc. noch innerhalb der *Bulla* erfolgt, geschieht hier knapp unterhalb derselben.

Die *Carotis* gelangt nun in eine in der Substanz der medialen Bullawand liegende Rinne, zieht unter dem Schneckenwulst vorbei und gelangt in die Spitze der Schläfenbeinpyramide. Innerhalb dieses Abschnittes ihres Verlaufes ist die Arterie bei lateralwärts geöffneter *Bulla* durch die Wand des Knochenkanals hindurchschimmernd sichtbar.

Das Gefäß gelangt nun in die Schädelhöhle, scheinbar weit rückwärts, was durch die flache sehr lang gestreckte *Sella turcica* bedingt ist, und verläuft hier ein gutes Stück subdural nach vorn medial vom Ganglion des *Trigeminus*, um dann die *Dura* zu perforiren und sich mit der mächtigen *Arteria communicans posterior* zu verbinden.

Das *stapediale Gefäß* (Taf. III Fig. 2) betritt die *Bulla* natürlich gesondert von der *Carotis interna* hinter und oberhalb dieser. Seine Eintrittsstelle liegt am Übergange der hinteren Bullawand in die mediale ziemlich hoch oben.

Das Gefäß gelangt an den hinteren oberen Promontoriumabschnitt, biegt nach vorn um und kommt hierauf an die *Fenestra ovalis*. Diese quert es, indem es zwischen den beiden Schenkeln des *Stapes*

hindurchtritt. Bis unmittelbar hinter dem Stapes liegt das Gefäß frei in der Paukenhöhle, von hier an in einem Knochenkanal, der am Übergange des Tegmen tympani in die mediale Paukenhöhlenwand gelegen ist. Ersteres ist so dünn, dass das Gefäß durch dasselbe hindurch von der Schädelhöhle aus sichtbar ist. Die Arterie verlässt nun die Paukenhöhle im vorderen medialen Winkel derselben durch die Fissura Glaseri. Hier zweigt von ihr ein Gefäß ab, das schädelwärts ziehend den Knochen perforirt und an der inneren Fläche des Schädels subdural verläuft (*Meningea media*).

Die *Arteria stapedia* gelangt nun aus der Fissura Glaseri in eine an der unteren Fläche der Pars pterygoidea des Os sphenoidale befindliche Rinne und von hier in den *Canalis pterygoideus*. Diesen durchzieht das Gefäß in seiner ganzen Ausdehnung und giebt an der Austrittsstelle aus demselben zuerst einen *Ramus pterygoideus* und dann die *Arteria temporalis profunda* ab. Die Fortsetzung des Gefäßes tritt als *Arteria infraorbitalis* zum gleichnamigen Nerven und zieht mit ihm ins Gesicht. Von der oberen Seite des Gefäßes entspringt ein *Truncus communis*, der die untere fibröse Augenhöhlenwand durchbohrt und in die Orbita gelangt, *Ramus orbitalis*. Hier theilt er sich in die *Arteria supraorbitalis*, *lacrymalis*, *ethmoidalis* und in mehrere Muskeläste.

Bevor die *Arteria infraorbitalis* in den gleichnamigen Kanal gelangt, giebt sie die ziemlich starke *Arteria buccolabialis* ab, die mit dem N. buccolabialis um das Tuber maxillare herum in das Gesicht zieht.

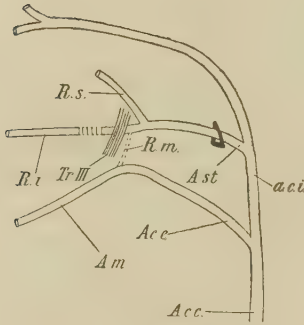
Vom Hauptstamme entspringen noch medialwärts die Äste für den harten Gaumen und für die Nasenhöhle.

Die *Arteriae vertebrales* sind stark und vereinigen sich am Clivus zur *Arteria basilaris*. Diese theilt sich nach Abgabe der *Arteriae cerebelli anteriores inferiores* in die beiden *Arteriae cerebri posteriores*, die Anfangs mehr in der Richtung, wie sonst die *Communicantes posteriores*, also schief nach vorn und außen ziehen. Gerade dort, wo jedes der beiden Gefäße lateralwärts abbiegt, um zum Gehirn zu ziehen, vereinigt es sich mit der von rückwärts und unten kommenden *Arteria carotis interna*. Es sieht sich also das Gefäßverhältnis so an, als ob die *Basilaris* sich in die beiden *Communicantes posteriores* spalten würde, die vor ihrer Vereinigungsstelle mit der *Carotis* die *Arteria cerebri posteriores* abgeben.

Der nun der *Communicans posterior* und der *Carotis* gemeinschaftliche Gefäßstamm zieht zur Seite der Sella turcica nach vorn,

giebt lateral die Arteria fossae Sylvii und nach vorn und medial die Arteria corporis callosi ab. Die beiden letzteren vereinigen sich und schließen auf diese Weise den Circulus Willisii ab. An

Fig. 1.



Arterienschema der erwachsenen Ratte.

- A.c.c.* Arteria carotis communis,
A.c.e. Arteria carotis externa,
a.c.i. Arteria carotis interna,
A.m. Arteria mandibularis,
A.st. Arteria stapedia,
R.s. Ramus supraorbitalis } Art.
R.i. Ramus infraorbitalis } stapediae
R.m. Ramus mandibularis }
Tr.III dritter Trigeminusast.

An der durchbrochenen Stelle liegt der
 R. infraorbit. im Can. pterygoideus.

der Theilungsstelle in die beiden letztgenannten Gefäße entspringt aus der unteren Gefäßwand die starke Arteria ophthalmica, die mit dem N. opticus zieht und nur die Arteria centralis retinae abgibt.

Morphologisch muss man natürlich annehmen, dass das Stück des Gefäßes von der Implantation der Carotis interna in die Communicans posterior bis zum Abgange der Arteria ophthalmica noch der Arteria carotis interna angehört.

Eine Anastomose der Ophthalmica mit den früher beschriebenen aus dem stapediale Gefäße stammenden orbitalen Ästen konnte ich nicht nachweisen.

Die Ratte hat also im erwachsenen Zustande eine Arteria stapedia, welche mittels des Ramus supraorbitalis und infraorbitalis die Orbitalregion resp.

den Oberkiefer versorgt. Die Versorgung des Unterkiefers gehört der Carotis externa an.

III. Methodik.

Bevor ich an die Besprechung der zur Untersuchung verwendeten Stadien gehe, sollen die von mir hierzu angewendeten Methoden eine ganz kurze Besprechung finden.

Was zunächst die Eintheilung in einzelne Stadien anbelangt, so gilt darüber Folgendes:

Ich ordnete nach erfolgtem Studium die mir bekannt gewordenen Resultate entsprechend den einzelnen Entwicklungsstadien im Bereiche des Gefäßsystems in Stadien.

Es sind daher keineswegs die von mir untersuchte Zahl, von Embryonen und die angeführte Zahl von Stadien identisch. Vielmehr wurden für die Feststellung eines solchen Stadiums oft eine größere Zahl fast gleich alter Embryonen verwendet.

Um eine möglichst genaue Kenntniss des Stadiums selbst zu vermitteln, wurden die prägnantesten Kennzeichen der betreffenden Entwicklungsperiode an den Anfang der Besprechung des betreffenden Stadiums so kurz als möglich gesetzt. Da wir nicht im Besitze einer Normentafel für die hier verwendete Species sind, konnte ich natürlich immer nur bestimmte Daten aus der Organogenese anführen, zum Beispiel: Linsengrübchen, Linsensäckchen, Zahl der Schlundtaschen und Ähnliches. Diese Charakteristika, gewonnen an mehreren Individuen, stellen den jeweiligen Mittelwerth aus den eventuell vorhandenen individuellen Varianten in der relativen Entwicklung der einzelnen Organe dar. Die Entwicklungsverhältnisse des Pharynx und der Schlundtaschen fanden hierbei bis zu einem gewissen Grade besondere Berücksichtigung, speciell die letzteren, so weit sie für die Beschreibung der Aortenbogenverhältnisse in Frage kamen. Hierbei sei auch gleich betont, dass ich mich auf die Besprechung der Schlundtaschenderivate als nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörig weiter nicht einlassen konnte.

Von einer genauen Längenangabe sah ich zu mindest bei den jüngeren Stadien vollkommen ab, da ich mich durch vielfache Erfahrung überzeugt hatte, dass diese, vor Allem auf zehntel Millimeter getrieben, als Charakteristikon vollkommen unverwendbar sei. Art und Weise der Eiausnahme, Fixirung, Härtung etc. lassen ja das Längenmaß als ein innerhalb einer gewissen Breite äußerst variantes erscheinen.

Ich habe aus diesem Grunde und deshalb, weil, wie erwähnt, mehrere Embryonen zu einem Stadium untersucht wurden, nur immer eine durchschnittliche größte Länge angegeben. Jeder, der den Versuch gemacht hat, Gefäßentwicklung zu studiren, kennt die Schwierigkeiten dieses Studiums, die fast unüberwindlich werden, wenn es sich um das Verfolgen blutleerer kleinerer Gefäßlumina an Serien handelt. Ist diese Aufgabe schon an den venösen Abschnitten des Gefäßsystems oft eine schwere, so wird sie durch die eigenthümlichen, oft ganz unbegreiflichen Kontraktionsphänomene im Bereiche der embryonalen Arterien zu einer noch schwierigeren gemacht. Ein und dieselbe Arterie variirt oft an Lumenweite innerhalb weniger Schnitte, wie bekannt ganz bedeutend. Man kann daher zu mindest bei mittelgroßen Gefäßen nur schwer ein Bild der durchschnittlichen Stärke eines solchen Gefäßes geben und kann gewiss aus dem Umstande, dass ein embryonales Gefäßstück streckenweit ein kleines Lumen zeigt, auf eine Rückbildungserscheinung nicht schließen.

Da die Untersuchung des Gefäßsystems durch die in den Gefäßen vorhandenen Blutkörperchen bedeutend erleichtert wird, wurden womöglich alle Embryonen derart fixirt, dass sie kein Blut verloren. Es wurden daher die Uteri unter Pikrin-Sublimatlösung geöffnet und die Embryonen im Zusammenhang mit der Placenta fixirt, letztere erst nach vollzogener Härtung entfernt.

Die Embryonen wurden in Paraffin fast ausnahmslos 10 μ dick geschnitten und mit Hämatoxylin-Eosin am Objektträger gefärbt. Die zur Darstellung verwendeten Hilfsmittel sind folgende:

Plattenmodelle, Profilrekonstruktionen, Schnittbilder und Schemen. Die Plattenmodelle wurden nach der BORN'schen Methode aus Wachsplatten verfertigt. Die Schnitte wurden theils mit der LEITZ'schen Kamera theils mit einem von mir angegebenen Apparate gezeichnet, der es ermöglicht, bei Auerlicht bis zu 100facher Vergrößerung ohne Verfinsterung des Arbeitsraumes direkt auf das Papier geworfene Bilder in ihren Kontouren zu zeichnen. Der Apparat, der noch gelegentlich andernorts besprochen werden soll, hat mir bei den vielen Zeichnungen, die ich anzufertigen gezwungen war, gute Dienste geleistet, vor Allem dadurch, dass er das immerwährende in das Mikroskop-Sehen mit den zwei niemals gleich belichteten Flächen — Präparat und Zeichenpapier — überflüssig macht.

Die Profilrekonstruktionen wurden theils nach Horizontalschnitten theils nach Sagittalschnitten angefertigt. Im ersteren Falle wurden die Schnitte gezeichnet und dann nach HIS auf Millimeterpapier dimensional übertragen, im zweiten Falle wurden die auf Pauspapier gezeichneten Schnitte über einander gepaust.

Die Schnittbilder wurden im Kontour mit dem Zeichenapparat entworfen und dann, da sie nur als Textfiguren verwendet werden sollten, einfach getont.

Die von mir gegebenen Schemen wurden theils nach Rekonstruktionen oder Modellen, theils nach genauem Studium der Schnittserien aus freier Hand angefertigt. Sie verdienen den Namen Schemen in des Wortes gewöhnlicher Bedeutung eigentlich nicht ganz, sie weichen auch von der bisher gang und gebe gewesenen Form von Aortenbogenschemen bedeutend ab und schließen sich daher vielmehr den thatsächlichen Verhältnissen an, ohne desshalb komplicirter oder schwerer verständlich zu werden.

Der Vergleich dieser Schemen mit den meisten über diese Verhältnisse vorhandenen schematischen Wiedergaben wird am besten zeigen, wie weit sich letztere von der thatsächlichen Wirklichkeit

entfernt haben. Und doch sollten Schemen eigentlich nur Hilfsmittel, nicht Surrogate für unsere Vorstellungen sein.

IV. Stadienbeschreibung bei der Ratte.

Stadium I.

Der Embryo ist dorsal konkav, ventral konvex. Die Kuppe der ventralen Konvexität wird durch den Nabelstiel stigmatisirt. Das Gehirn ist noch weit offen, der Neuroporus anterior ist deutlich nachweisbar. Das Herz ist einfach schlingenförmig. Es ist nur ein Aortenbogen vorhanden. Die Durchsicht der Schnittserie und die Besichtigung des Modells (Taf. III Fig. 3) ergeben nun Folgendes:

Die Achse des cranialen, geschlossenen Darmabschnittes ist vollkommen gerade. Die vordere Darmlippe ist am Modell noch deutlich zu sehen (*v.D.L.*).

Das Lumen des Darmes ist queroval. An den beiden Seitenrändern sieht man deutlich leichte laterale Ausbuchtungen, die durch seichte Einschnürungen von einander geschieden sind. Da die Schnittrichtung keine absolut horizontale war, ist das ganze Modell etwas schief. Desshalb stehen die einzelnen Ausbuchtungen einander nicht ganz genau gegenüber. Es ist möglich, dass diese Ausbuchtungen die ersten Andeutungen der Schlundtaschen vorstellen, doch möchte ich das nicht mit Sicherheit behaupten. Nach aufwärts verbreitert sich der Pharynx immer mehr und mehr und geht allmählich in die erste Schlundtasche über. Während aber der Übergang in die erste Schlundtasche sich in caudocranialer Richtung ganz allmählich ohne scharfe Grenze vollzieht, ist diese Schlundtasche an ihrer cranialen Seite prägnant abgegrenzt. Gerade in der Höhe der Mundbucht zeigt der Seitenkontour des Darmes einen scharf einspringenden Winkel als craniale Begrenzung der ersten Visceraltasche.

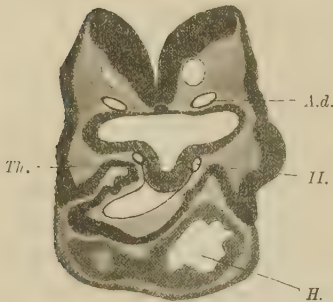
Das Darmrohr ist über diese Stelle hinweg cranialwärts zu einer deutlichen Kuppe verlängert. Der dadurch entstehende Hohlraum ist vorn gegen die Mundbucht noch durch eine deutliche Rachenmembran geschieden. Die Stelle des membranösen Verschlusses ist am Modell durch blaue Farbe kenntlich gemacht, während die Berührungsstellen des Ekto- und Entoderms am Rande der Mundbucht als Schnittränder charakterisirt sind. In der vorderen Wand des Entoderms gerade an der Theilungsstelle des Truncus arteriosus in die beiden ventralen Aorten zeigt sich eine deutliche cirkumskripte Aussackung. Hier ist das Epithel höher als an den seitlichen Partien

des Darmlumens — das dorsale Epithel ist immer am niedrigsten — und formt, wie die beigedruckte Textfigur zeigt, am Schnitt eine deutliche Rinne. Die Außenfläche dieser epithelialen Schicht steht in direktem Kontakt mit dem Endothel der aufliegenden Gefäßabschnitte.

Die besprochene Ausstülpung der ventralen Pharynxwand ist die erste Andeutung der mittleren Schilddrüsenanlage.

Aus dem arteriellen Schenkel der Herzschleife entwickelt sich nun der im Bogen nach links und oben ziehende Conus arteriosus; dort wo er sich der mittleren Schilddrüsenausstülpung anlagert, theilt er sich in die beiden ventralen Aorten. Jede der beiden zieht nun schwach lateralwärts ausgebogen cranialwärts.

Fig. 2.



Schnitt durch die Kopfregion eines Embryo des Stadium I. Vergr. 100.

A.d. Aorta dorsalis,
II ventrales Anfangsstück des zweiten Aortenbogens,
H Herzanlage,
Th mittlere Schilddrüsenanlage.

Seitlich von der mittleren Schilddrüsenanlage entlässt jede Aorta einen nach abwärts gerichteten blind endenden Gefäßspröss (vgl. Textfig. 2), der nur auf der linken Seite des Modells zu sehen ist.

Diese arterielle Aussackung ist das ventrale Anfangsstück des zweiten Aortenbogens (Fig. 3 II).

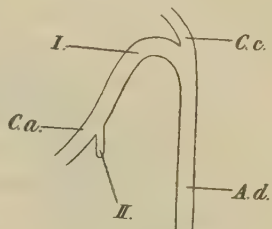
Es ist selbstverständlich, dass sich der Übergang der Aorta ventralis in den ersten Aortenbogen so allmählich vollzieht, dass eine genauere Angabe der gegenseitigen Grenze nicht möglich erscheint.

Jedes der beiderseitigen Gefäße lagert sich nun in den vorhin beschriebenen einspringenden Winkel des Pharynx, umgreift also die erste Schlundspalte an deren cranialer Seite und geht hierauf in die Aorta dorsalis über. Als erster Aortenbogen muss also das der cranialen Wand der ersten Visceraltasche aufliegende Gefäßstück angesprochen werden. An dieser Stelle zeigt sich eine starke Erweiterung des Gefäßlumens, welche am Modell in Form einer sackartigen Ausweitung erscheint. Diese ist wohl nur eine zufällige, entstanden durch die schon früher besprochenen Kontraktionsphänomene der arteriellen Gefäße. Ich habe sie mit modellirt, da es mir um eine naturgetreue Wiedergabe der vorliegenden Verhältnisse zu thun war.

Am cranialen Ende des sackförmigen Aufsatzes sieht man deutlich ein Gefäß entspringen, das gehirnwärts zieht. Es lässt sich noch durch einige Schnitte bis in die basale Region des Prosencephalon verfolgen, um hier zu verschwinden. Das beschriebene Gefäß ist die Arteria carotis cerebralis. Die dorsalen Aorten (Textfig. 2) liegen der hinteren dünnen Pharynxwand eng an und ziehen längs derselben caudalwärts.

Übersicht. Wie auch an dem beiliegenden Schema ersichtlich ist, besitzt dieses Stadium einen und zwar den ersten Aortenbogen vollständig und das ventrale Anfangsstück des zweiten.

Fig. 3.



Schema zu Stadium I.

Stadium II.

Der Embryo ist schon ventral konvex. Die Kopfkrümmung ist eingetreten. Zur Seite des Prosencephalon sieht man die Ausstülpung der primären Augenblase, die Gehörgrübchen sind nach außen geöffnet. Die Rachenmembran ist verschwunden. Stadium mit zwei Aortenbögen.

Vom Pharynx und dem Aortensystem wurde ein Modell in der Vergrößerung 1:100 angefertigt (vgl. Taf. III Fig. 4). Der Querdurchmesser des Pharynx hat im Allgemeinen bedeutend zugenommen. Auch hier charakterisirt sich die hintere Pharynxwand durch ein auffallend niedriges Epithel.

Beiläufig in der Höhe des Conus arteriosus verbreitert sich der Pharynx im vorderen Abschnitte seiner lateralen Wand plötzlich ganz bedeutend. Hier beginnt die ventrale Ausstülpung der zweiten Schlundtasche. An dieser sieht man nämlich durch eine seichte Delle von einander undeutlich abgegrenzt schon eine ventrale und eine dorsale Partie. Dem Entoderm liegt hier direkt das Ektoderm auf (Verschlussmembran).

Oberhalb der zweiten Schlundtasche sinkt die laterale Pharynxwand in Form einer von oben hinten nach vorn unten ziehenden Rinne deutlich ein. Diese grenzt die zweite Schlundtasche gegen die erste ab. Auch im Bereiche dieser ist deutlich eine Pars ventralis und eine Pars dorsalis zu unterscheiden. Dadurch, dass der ventrale Theil der Ausstülpung der ersten Visceraltasche noch in

- A.d Aorta dorsalis,
C.a Conus arteriosus,
C.c Carotis cerebralis,
I erster Aortenbogen,
II zweiter Aortenbogen (ventraler Anfang).

dasselbe Niveau fällt, wie der dorsale Theil der zweiten, steigt die Grenzrinne zwischen beiden, wie beschrieben, schief von oben hinten nach vorn unten.

Auch in diesem Stadium ist die erste Schlundtasche cranial scharf abgegrenzt, nur erhebt sie sich in ihrem lateralen Abschnitte etwas über ihre Abschnürungslinie, so dass sie wie nach oben und außen ausgezogen erscheint. Zwischen den beiden ersten Schlundtaschen sitzt wieder die, jetzt allerdings etwas flacher gewordene Pharynxkuppe. Sie ist in der Wiedergabe des Modells durch die Ursprungsstelle des ersten Aortenbogens verdeckt.

Die mittlere Schilddrüsenanlage ist als eine cirkumskripte von hohem Epithel gebildete Ausstülpung deutlich sichtbar. Die Theilungsstelle des Conus arteriosus deckt sie vollkommen. Aus dem in diesem Stadium schon abgegrenzten Ventrikelabschnitte des Herzens zieht der Conus arteriosus schwach nach links konvex gegen die vordere Pharynxwand.

Hier erweitert sich sein Lumen, und es entstehen fast gleichzeitig vier respektive sechs Gefäßlumina aus dieser Erweiterung. Nach abwärts zieht jederseits ein ganz kurzer blind endender Gefäßspross, welcher das ventrale Anfangsstück des dritten Aortenbogens repräsentirt.

Oberhalb des Abgangs dieses initialen Bogenstückes entwickelt sich der zweite Aortenbogen, welcher sich in der Rinne zwischen erster und zweiter Schlundtasche einlagert und in der Richtung dieser, also schief nach oben und hinten verläuft. Er umgreift den dorsalen Theil der zweiten Visceraltasche und senkt sich in die Aorta dorsalis ein.

Am oberen Rand der kesselartigen Erweiterung entstehen die beiden ersten Aortenbogen. Von einer Aorta ventralis, als einem abgegrenzten Gefäßstamm, kann man also in diesem Stadium nicht sprechen, da die beiderseitigen Ursprungsstellen der bisher besprochenen Gefäßstämme in der Medianebene von einander nicht getrennt sind.

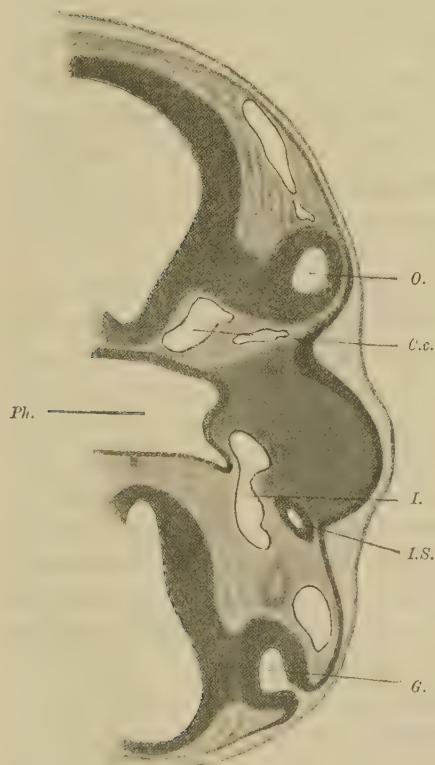
Der erste Aortenbogen zieht ziemlich steil nach aufwärts. Er verläuft im Mandibularbogen, erreicht die dorsale Wand der ersten Schlundtasche und liegt hier in der kleinen Vertiefung, welche sich zwischen dem lateralen zipfelartigen Ende der ersten Schlundtasche und der in den Anfangstheil dieser Schlundtasche übergehenden Pharynxkuppe etablirt hat.

An einem Horizontalschnitt durch diese Gegend sieht man daher

medial den Pharynx mit der Ausstülpungsstelle und lateral davon den obersten Abschnitt der ersten Visceraltasche. Zwischen beiden liegt der erste Aortenbogen (vgl. Textfig. 4).

An einem tiefer unten geführten Horizontalschnitte ist der im Mandibularbogen, dem Entoderm dicht anliegende erste Aortenbogen zu sehen (vgl. Textfig. 5).

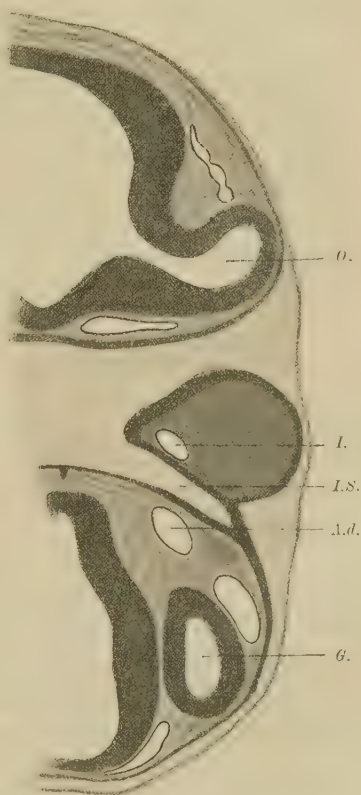
Fig. 4.



Schnitt durch das obere Pharynxende in Stadium II. Vergrößerung 100.

G Gehörbläschen, *O* primäre Augenblase,
Ph Pharynx, *I.S* erste Schlundtasche,
I erster Aortenbogen,
C.c Carotis cerebialis (Ramus anterior).

Fig. 5.



Schnitt durch die erste Schlundtasche in Stadium II. Vergrößerung 100.

A.d Aorta dorsalis.

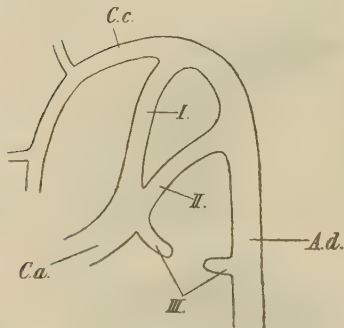
Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. 4.

Vom linken Aortenbogen geht hier ein kleines Gefäß ab, das aber nur durch zwei bis drei Schnitte zu verfolgen ist.

An der Kuppe des ersten Aortenbogens entspringt die Arteria carotis cerebialis, welche nach vorn zieht und an die Seite der

Hypophysis gelangt. Hier theilt sich das Gefäß in einen hinteren und vorderen Ast. Während der erstere bald verschwindet, ist der letztere in seinem Verlaufe an der Basis des Prosencephalon weit nach vorn zu verfolgen (siehe Textfig. 4 *C.c.*). Er entlässt an der Stelle, wo er an der Ausstülpung der primären Augenblase vorbeikommt, einen Ast an diese, Arteria ophthalmica.

Fig. 6.



Schema zu Stadium II.

- A.d.* Aorta dorsalis,
C.a. Conus arteriosus,
C.c. Carotis cerebialis,
I erster Aortenbogen,
II zweiter Aortenbogen,
III dritter Aortenbogen (ventrales und dorsales Anfangsstück).

Die dorsale Aorta läuft an der hinteren Pharynxwand caudalwärts.

Nachdem sie die zweite Schlundspalte passiert hat, entspringt an ihrer vorderen Wand ein blind endender Gefäßspross, der den Schlund nach vorn ein Stück umgreifend unter der zweiten Schlundspalte gegenüber von dem ventralen Anfangsstück des dritten Aortenbogens endet.

Dieses Gefäßstück stellt das dorsale Anfangsstück des dritten Aortenbogens dar. Eine Verbindung zwischen dorsalem und ventralem Stück konnte ich trotz der genauesten Untersuchung nicht auffinden.

Übersicht. Die Theilungsstelle des Conus arteriosus liegt in der Ebene der zweiten Schlundtasche.

Der erste Bogen zieht sehr steil, der zweite schief nach aufwärts zur Aorta dorsalis. Es ist ein ventrales und ein dorsales Anfangsstück des dritten Aortenbogens schon gebildet.

Die Carotis cerebialis hat einen Ramus anterior und posterior. Ersterer entlässt die Arteria ophthalmica.

Stadium III.

Das zu beschreibende Stadium ist um Weniges älter als das vorhergehende. Es soll nur der Vollständigkeit halber hier aufgenommen werden.

Die in dieses Stadium gehörigen Embryonen haben eine größte Länge von beiläufig 2,5 mm.

Die Veränderungen in der Organogenese sind wegen der geringen Altersdifferenz gegenüber Stadium II minimale. Es sei nur zur

Charakterisirung des Entwicklungsfortschrittes angeführt, dass das Ohrbläschen bereits geschlossen dem Ektoderm eng anliegt.

Die wichtigste Veränderung betrifft das Aortenbogensystem, in dem schon drei vollkommen geschlossene Aortenbogen vorhanden sind.

Die dritte Schlundtasche ist als eine deutliche Ausstülpung der lateralen Pharynxwand sichtbar. Sie ist nach aufwärts durch den darüber ziehenden dritten Aortenbogen abgegrenzt.

Das Entoderm dieser Visceraltasche ist mit dem Ektoderm noch nicht in Berührung, eine schmale mesodermale Zone trennt die beiden noch von einander.

Im Bereiche der zweiten Schlundtasche ist die Auftheilung in eine dorsale und ventrale Partie besser markirt wie früher. Sie wird nach oben durch den nach innen vorspringenden Mandibularbogen von der ersten Visceraltasche getrennt. Diese ist vielleicht etwas schmaler und noch mehr nach hinten und oben ausgezogen.

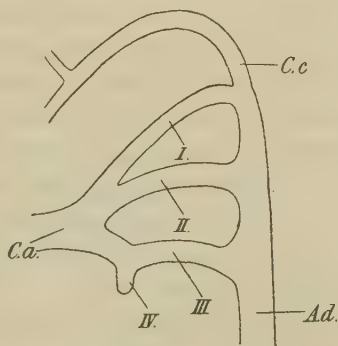
Die Verhältnisse im Aortensystem, welche durch die beigegebene schematische Textfigur wiedergegeben sein sollen, sind folgende:

Der Conus arteriosus umfasst mit seiner Theilung in eine rechte und linke Hälfte die mittlere Thyreoideaanlage. Jede Hälfte gliedert sich in einen cranialen und einen caudalen Schenkel. Aus dem cranialen entwickelt sich der erste und zweite Aortenbogen, während der caudale Schenkel sich in den dritten Aortenbogen fortsetzt.

Sowohl der craniale als auch der caudale Schenkel ist sehr kurz, so dass man auch in diesem Stadium nur bei gutem Willen von einem ventralen Aortenstamm sprechen kann. An der Abgangsstelle des dritten Aortenbogens bildet sich eben in Form

eines blind endenden Gefäßsprosses das ventrale Anfangsstück des vierten Aortenbogens. Der erste Aortenbogen liegt nicht mehr so dicht dem Entoderm an wie früher, er zeigt auch wieder ein kleines von ihm abzweigendes Gefäß im Mandibularbogen. Dort, wo er in die Aorta dorsalis umbiegt, entsteht die Arteria carotis cerebralis, die auch wieder in einen vorderen und in einen hinteren Ast zerfällt.

Fig. 7.



Schema zu Stadium III.

IV vierter Aortenbogen (ventrales Anfangsstück), die übrigen Bezeichnungen wie bei den früheren Stadien.

Der erste Bogen hat vielleicht eine etwas steilere Verlaufsrichtung, während der zweite Bogen seine Richtung beibehalten hat. Der dritte Aortenbogen zieht fast horizontal den Schlund umfassend nach hinten. An der dorsalen Aorta ist noch nichts von einem dorsalen Anfangsstück des vierten Bogens zu sehen.

Übersicht. Wie das Schema Fig. 7 zeigt, sind drei Aortenbogen vollkommen entwickelt; die zwei cranialen gehen aus einem ganz kurzen Truncus communis hervor. Das ventrale Anfangsstück des vierten Bogens bildet sich eben.

Stadium IV.

Dieses Stadium ist charakterisirt durch die sekundäre Augenblase und ein noch flaches offenes Linsengrübchen. Die hierher gehörigen Embryonen messen ca. 3 mm größte Länge. Im Bereiche des Mandibularbogens hat in so fern eine Veränderung Platz gegriffen, als die ersten Anfänge eines Oberkieferfortsatzes deutlich nachweisbar werden. Der Darm, welcher oberhalb der primären symmetrischen Lungenausstülpung ein längsovales Lumen hat, ändert dieses schon etwas unterhalb des Abganges des letzten Aortenbogens aus der Aorta dorsalis in der Art, dass sich im dorsalen Theil rechts und links eine deutliche, mit hohem Epithel versehene Ausbuchtung zeigt.

Ob diese seichten Vertiefungen schon als Schlundtaschen aufzufassen wären, wage ich nicht zu entscheiden. Cranial von dem letzten (fünften) Aortenbogen befindet sich nun eine schmale aber in ihrer Form deutlich ausgeprägte Schlundtasche, welche cranialwärts durch den vierten Aortenbogen begrenzt ist. Näheres über diesen vierten Aortenbogen später. Diese Tasche wäre demnach als vierte Schlundtasche anzusprechen.

Es folgt hierauf die dritte Schlundtasche, welche schon sehr weit lateralwärts reicht aber mit ihrer entodermalen Bekleidung das Ektoderm noch nicht erreicht hat.

Die weit lateralwärts reichende zweite Schlundtasche ist an ihrem Ende durch eine nur aus Ekto- und Entoderm gebildete Verschlussmembran abgeschlossen.

Im Bereiche des Hyoid- und Mandibularbogen ist in so fern ein Fortschritt zu verzeichnen, als die ersteren vollständig, die letzteren nur mit ihren caudalen Abschnitten in der Mittellinie vereint sind.

Die erste Schlundtasche zeigt sich deutlich nach lateral und oben ausgezogen. Die mittlere Schilddrüsenanlage ist bläschenförmig, hängt nur durch einen dünnen soliden Epithelstiel mit dem Pharynx zu-

sammen und ist gegen die Theilungsstelle des Conus arteriosus durch eine ziemlich starke mesodermale Zone abgegrenzt.

Das Aortensystem dieses Stadiums zeigt folgende Eigenthümlichkeiten: Der Conus arteriosus theilt sich jederseits in drei Gefäßstücke, eines zieht cranialwärts, ein anderes caudalwärts, während das dritte die Richtung des Stammgefäßes beibehaltend im Bogen nach hinten zieht. Das in cranialer Richtung aus dem Conus arteriosus abziehende Gefäß stellt den oberen Schenkel der Aorta ventralis dar, die umbiegend zum zweiten Aortenbogen wird. Das ventrale Verbindungsstück mit dem ersten Aortenbogen konnte ich nicht mehr mit Sicherheit nachweisen. Das in der Richtung des Conus arteriosus verlaufende Gefäß zieht cranial über die dritte Schlundbucht direkt weiter. Es stellt den dritten Aortenbogen dar, der gerade so, wie der zweite Bogen, in die dorsale Aorta einmündet.

Der in caudaler Richtung verlaufende Gefäßstamm repräsentirt den caudalen Abschnitt der Aorta ventralis. Er zieht vor dem Pharynx gelegen als eine mächtige Arterie abwärts und biegt unterhalb der dritten Schlundtasche im schwach caudal konvexen Bogen dorsalwärts, um in die Aorta dorsalis zu münden.

Der dorsalwärts umgebogene Abschnitt wäre als vierter Aortenbogen aufzufassen. Er zeigt, wie dies auch aus der beigegebenen Textfig. 8 ersichtlich ist, folgende Besonderheit. Mitten in dem Gefäßbogen befinden sich zwei deutliche Inseln, von denen die eine cranial und dorsal, die andere caudal und ventral gelagert ist. Dort, wo die starke Aorta ventralis in den vierten Aortenbogen abbiegt, geht ein dünner Ast Anfangs die Richtung der Aorta beibehaltend, in caudaler Richtung ab. Er biegt kurz darauf dorsalwärts ab, umgreift die früher als vierte Schlundspalte beschriebene Ausbuchtung des Pharynx an deren lateraler Seite und löst sich hier in einzelne Bluträume auf, die sich bis in ein aus der Aorta dorsalis stammendes dorsales Anfangsstück verfolgen lassen. Dieses Gefäß ist der sechste Aortenbogen, der sich also in diesem Stadium eben entwickelt. Die Aorta dorsalis zieht über die Mündung des zweiten Aortenbogens hinaus cranialwärts weiter. Dort, wo sie in die Höhe der ersten Schlundtasche kommt, biegt sie in den ersten Aortenbogen um. Dieser hat, wie bereits, erwähnt, den Zusammenhang mit dem ventralen Aortensystem verloren.

Der erste Aortenbogen zieht über die erste Schlundtasche cranial hinweg und verläuft im Mandibularbogen gelegen nach vorn und unten. Er giebt wieder so wie schon im früheren Stadium einen

kleinen Ast in cranialer Richtung ab, der aber auch nur ein ganz kleines Stück zu verfolgen ist.

An der Umbiegungsstelle der Aorta dorsalis in den ersten Aortenbogen entsteht die Arteria carotis cerebralis, welche die Richtung der Aorta ein kleines Stück beibehaltend nach aufwärts zieht. Hierauf biegt die Arterie medialwärts und nach vorn, gelangt an die Seite der Pharynxkuppe vorbei in die Region der Hypophyse. Dasselbst spaltet sie sich in einen Ramus anterior und posterior.

Während der letztere nach kurzem Verlauf nach hinten verschwindet, zieht der viel stärkere vordere Ast nach vorn, entlässt die Arteria ophthalmica zur sekundären Augenblase und zieht ein Stück weiter rostralwärts.

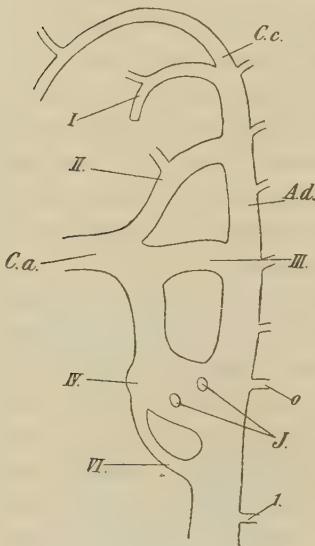
In diesem Stadium konnte ich auch zum ersten Male das Auftreten von Segmentalarterien konstatiren.

Die Arteria axillaris, welche in die stummelförmige Anlage der oberen Extremität zieht, ist durch diese Eigenthümlichkeit charakterisirt, als Ausgangspunkt der Zählung verwendet worden.

Im Ganzen konnte ich dreizehn Arterien zählen, welche, die Axillararterie mitgerechnet, cranialwärts von der Ursprungsstelle der letzteren die dorsale Aorta verlassen. Diese Zahl zerfällt in zwei Abtheilungen zu acht und zu fünf Gefäßen. Die acht caudalen Gefäße sind dadurch gekennzeichnet, dass sie alle die Aorta dorsalis mehr an ihrer lateralen Seite verlassen. Vier von diesen gehen unterhalb der Vereinigung der paarigen Aorta, also aus dem unpaaren Rückengefäß, je vier aus je einer rechten und linken Aorta hervor. Das oberste Gefäß dieser Reihe, im Schema mit *o* bezeichnet, ist die Hypoglossusarterie.

Die fünf oberhalb der letztgenannten Arterie gelagerten Gefäße entspringen mehr an der medialen Seite der paarigen Aorta dorsalis,

Fig. 8.



Schema zu Stadium IV.

J Inseln im vierten Aortenbogen,
V sechster Aortenbogen,
o Hypoglossusarterie,
I erste segmentale Cervicalarterie.
 Die übrigen Bezeichnungen wie bei den
 früheren Stadien.

die vorderste etwas mehr dorsal als medial. Man kann sie alle bis zum Neuralrohr verfolgen.

Die vorderste dieser Arterien entspringt an der Abgangsstelle des ersten, die zweite an der des zweiten Aortenbogens, die vierte an der des dritten Bogens, oberhalb und unterhalb dieser Stelle noch je eine (vgl. Schema). Während die unteren acht Gefäße die eben zur Entwicklung gelangten segmentalen Cervicalarterien sind, kann ich bezüglich der oberen fünf Arterien vor der Hand kein Urtheil über die morphologische Werthigkeit derselben abgeben.

Übersicht. In diesem Stadium liegt demnach der Conus arteriosus in der Ebene des dritten Aortenbogens. Der erste Aortenbogen ist unterbrochen, von ihm existirt noch ein kurzes ventrales und ein langes dorsales Stück. Letzteres zeigt schon den ersten Anfang einer Ramifikation.

Der zweite, dritte und vierte Aortenbogen sind vollständig, der sechste fast vollständig. Im Bereiche des vierten Bogens liegt eine doppelte Inselbildung vor. Es bestehen sieben cervicale Segmentalarterien und die Hypoglossusarterie. Das siebente Cervicalgefäß giebt die Arteria axillaris ab.

Stadium V.

Zur Charakterisirung dieses Stadiums sei angeführt, dass das Linsensäckchen schon deutlich abgegrenzt nur noch durch eine kleine Öffnung mit der Oberfläche in Kommunikation ist. Es ist also noch nicht zur vollständigen Abschnürung der Linsenanlage gekommen. Der Oberkieferfortsatz hat an Mächtigkeit zugenommen, auch der Stirnfortsatz ist schon vorhanden. Das Stadium ist weiter gekennzeichnet durch das Vorhandensein von vier Schlundtaschen und von fünf Aortenbogen. Die genaueren Angaben ergeben sich aus der Beschreibung. Dieses Stadium wurde im Verhältniß 1:100 rekonstruirt und der Pharynx sammt Aortensystem von vorn und von der Seite gezeichnet (Taf. III Fig. 5 und 6).

Die hierher gehörigen Embryonen messen ca. $3\frac{1}{2}$ mm größte Länge. Die Trachea ist vom Ösophagus bereits deutlich geschieden und setzt sich in je einen rechten und linken Bronchus fort. Dieser endet in Form eines einfachen, kolbenartig erweiterten Säckchens. Gerade an der Abgangsstelle der Trachea erleidet die Anlage des Digestionstraktes eine deutliche Knickung, deren Winkel selbstverständlich nach vorn offen ist. Von hier an erscheint die Achse des

Pharynx leicht nach vorn konkav, wie dies an der Profilzeichnung des Modells deutlich zu sehen ist; oberhalb der ersten Schlundtasche ist das Rohr wieder ventralwärts abgebogen, wie in den früheren Stadien. Die vierte Schlundtasche, caudal vom Pulmonalisbogen begrenzt, ist durch eine deutliche Furche, in welcher der vierte Aortenbogen verläuft, gegen die dritte Schlundtasche abgegrenzt. Während die vierte Visceraltasche keinerlei Beziehung zum Ektoderm zeigt, grenzt die entodermale Auskleidung der dritten an das Ektoderm.

Eben so, wie sich zwischen den beiden jetzt angeführten Schlundtaschen eine tiefe Grenzfurche findet, wird auch die zweite Schlundspalte von der dritten durch eine solche abgegrenzt.

Am Modell ist das vordere caudale Divertikel dieser Schlundtasche, wie es den dritten Aortenbogen überragt, gut sichtbar. Auch diese Visceralspalte zeigt deutlich das Vorhandensein einer nur aus Ekto- und Entoderm bestehenden Verschlussmembran. Stellenweise macht diese den Eindruck, als ob sie dehisciren würde. Während, wie erwähnt, bisher die Grenzen der Schlundtaschen gegen einander durch tiefe Furchen markirt erscheinen, ändert sich das Bild, wenn man die zweite Tasche cranialwärts verfolgt. Hier ist wohl auch eine seichte Einziehung zu konstatiren, aber von einer Grenzfurche ist nichts zu sehen. Vielmehr vollzieht sich der Übergang der zweiten in die erste Schlundtasche allmählich (vgl. Taf. III Fig. 5 und 6).

An ihrer cranialen Seite ist die erste Schlundtasche aber wieder deutlich abgegrenzt. Sie hat sich in ihren Verhältnissen gegenüber den früheren Stadien nur unmerklich verändert. An der vorderen Seite des Pharynx ist der Abdruck des Mandibular- und Hyoidbogens jederseits in Form einer respektive zweier Vertiefungen klar nachweisbar. Zwischen den beiden Konkavitäten springt eine schief von oben außen nach innen unten verlaufende Leiste vor.

Die mittlere Schilddrüsenanlage ist nicht mehr im Zusammenhange mit dem Pharynxentoderm, sie stellt ein kleines epitheliales, dicht unter der vorderen Pharynxwand gelegenes Bläschen dar, das vom Aortensystem durch eine breite Mesodermzone geschieden ist.

Der Conus arteriosus ist noch einfach, es ist auch nicht die Andeutung einer Theilung zu sehen. Da der Ventrikelabschnitt des Herzens noch ziemlich hoch liegt, nimmt der Conus einen schief nach hinten und ein wenig caudalwärts gerichteten Verlauf. Am Modell erscheint die Verlaufsrichtung ziemlich steil nach unten, doch ist

diese Thatsache durch die Vertikalstellung der Pharynxachse zu erklären. Man müsste beispielsweise das Profilbild ziemlich stark nach vorn neigen, um sich den Verlauf des Conus im normal gestellten Embryo zu vergegenwärtigen. Selbstverständlich tangirt dies doch nicht das relative Verhältniß zwischen Pharynx und Arterienstamm.

In der Höhe der Furche zwischen zweiter und dritter Schlundtasche tritt die Auftheilung des Conus arteriosus ein. In der Fortsetzung seiner Verlaufsrichtung liegt nicht mehr der dritte Aortenbogen, sondern das caudale Stück der Aorta ventralis, wenn man von einem solchen Gefäßabschnitt zu sprechen berechtigt ist. Dieses repräsentirt das ganz kurze gemeinschaftliche Ursprungsstück des sechsten und vierten Aortenbogens, die mehr oder minder die Verlaufsrichtung ihres gemeinsamen Stammes beibehaltend unter einem spitzen Winkel aus einander gehen.

Der Pulmonalisbogen zieht erst medial von der vierten Schlundtasche nach abwärts, biegt dann allmählich lateralwärts und mündet, diese Tasche an ihrer caudalen Seite umgehend, in die Aorta dorsalis.

Dort wo er in die obere Ebene des Trachea-Ursprunges kommt, entlässt er die Arteria pulmonalis, die lateral und vor der Anlage des Respirationstraktes caudalwärts zieht. Der vierte Aortenbogen zieht nach unten schwach konvex von oben innen vorn nach unten außen hinten und verläuft hierbei in der schon früher beschriebenen Grenzfurche zwischen dritter und vierter Schlundtasche. Der dritte Aortenbogen hat Anfangs einen mehr dorsalwärts gerichteten Verlauf, biegt aber dann auch caudalwärts ab, und erreicht die Aorta dorsalis. Seine dorsale Mündungsstelle liegt relativ tiefer als sein ventrales Anfangsstück. Am Anfange des horizontalen Theiles des dritten Aortenbogens entwickelt sich ein verhältnismäßig schwaches Gefäß, das ein kurzes Stück cranialwärts parallel der vorderen Pharynxwand verläuft, um sich dann, in der Masse des Hyoidbogens gelegen, lateralwärts zu wenden.

Bis an die Biegungsstelle, welche durch einen in cranialer Richtung abziehenden Ast markirt ist, wäre das Gefäß als ventrales Verbindungsstück zwischen dem dritten und zweiten Aortenbogen aufzufassen.

Der zweite Bogen selbst lässt sich bis in die Aorta dorsalis verfolgen. Er verläuft dabei zuerst stark lateralwärts, umgreift in der früher beschriebenen seichten Furcha zwischen erster und zweiter Schlundtasche die laterale Pharynxkante, wendet sich hierauf dorsal vom Pharynx gelegen medialwärts und mündet in die Aorta dorsalis.

Entsprechend der geringen Tiefe der Grenzfurche und der allgemeinen Breitenzunahme des Pharynx oberhalb der dritten Schlundtasche reicht der zweite Aortenbogen am meisten lateralwärts (vgl. Taf. III Fig. 5).

Der vorhin erwähnte Ast des zweiten Aortenbogens lässt sich noch ein Stück in cranialer Richtung verfolgen. Er ist wohl der Rest des ventralen Verbindungsstückes zwischen erstem und zweiten Aortenbogen und in so weit zusammen mit dem Verbindungsstück zwischen dem zweiten und dritten Bogen als craniales Stück der Aorta ventralis aufzufassen.

Lateral von dem Ursprunge der zuletzt beschriebenen Arterie entspringt aus dem zweiten Bogen noch ein kleines Gefäß, das aber nur durch einige Schnitte zu verfolgen ist.

Cranial von der ersten Schlundtasche geht von der Aorta dorsalis der erste Aortenbogen ab, der die laterale Pharynxkante umfassend in der oberhalb der ersten Visceraltasche gelegenen Furche nach vorn und unten verläuft.

Er lässt sich ein gutes Stück weit in den Mandibularbogen verfolgen und verschwindet daselbst. Ein Zusammenhang mit dem ventralen Aortensystem ist nicht mehr vorhanden.

Gerade an der Umbiegungsstelle zieht von dem ersten Aortenbogen ein Gefäß ab, das cranialwärts und nach vorn verläuft. Auch dieser Ast ist nur ein kurzes Stück weit zu verfolgen, ich kann daher nicht mit Sicherheit angeben, dass sich dieser Ast in den Oberkieferfortsatz begiebt. In der Fortsetzung der Aorta dorsalis zieht oberhalb des Abganges des ersten Aortenbogens die Arteria carotis interna cranialwärts, biegt medialwärts und nach vorn und erreicht die Seitenfläche der Hypophyse. Nach der Passage dieser Stelle tritt die Theilung in einen Ramus anterior und posterior ein. Der Ramus anterior zieht zur Seite des Prosencephalon nach vorn, entlässt die Arteria ophthalmica und endet im Stirnfortsatz. Der Ramus posterior lässt sich bis in die Region des Rautenhirns deutlich verfolgen.

In diesem Stadium sind acht echte Segmentalarterien, sieben Cervicale und die Hypoglossusarterie vorhanden.

Aus dem siebenten Cervicalgefäß stammt die Arteria axillaris.

Die im früheren Stadium beschriebenen cranial von der Hypoglossusarterie von der Aorta dorsalis abgehenden Gefäße sind wieder vorhanden. Sie verhalten sich bezüglich ihrer Abgangsstellen zu den Abgangsstellen der Aorta dorsalis fast genau so, wie im Stadium IV.

Die Hypoglossusarterie erscheint etwas hinaufgerückt, sie liegt im Niveau der dorsalen Mündung des sechsten Bogens.

Übersicht (vgl. Fig. 9). Der Conus arteriosus liegt noch in der Ebene des dritten Aortenbogens. Der erste Aortenbogen ist unterbrochen. Sein dorsales Stück zeigt Verästelung.

Der zweite Aortenbogen ist wohl schon sehr dünn, aber noch vorhanden.

Der dritte, vierte und sechste Aortenbogen sind vollständig; die beiden letzteren haben ein gemeinsames ventrales Anfangsstück.

Die Arteria pulmonalis ist schon entwickelt.

Die Ramus cerebri anterior der Carotis cerebialis reicht bis in den medialen Stirnfortsatz.

Stadium VI.

Dieses Stadium unterscheidet sich bezüglich des allgemeinen Fortschrittes in der Organogenese so wenig von dem früher beschriebenen, dass auf die Erwähnung dieser minimalen Unterschiede wohl verzichtet werden kann.

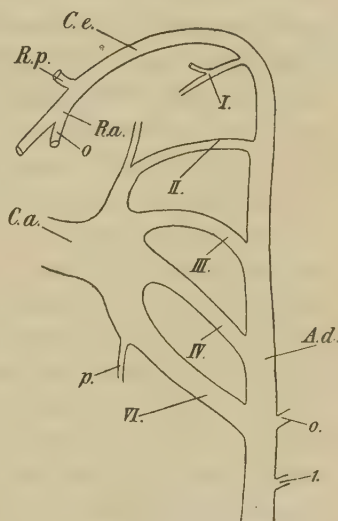
Wenn es doch als eigenes Stadium hier angeführt wird, geschieht dies nur wegen der Vollständigkeit der Entwicklungsetappen im Bereiche des Aortensystems.

Die Durchsicht der Schnittserien und die Betrachtung des Modells (vgl. Taf. III Fig. 7) der caudalen Abschnitte des Aortensystems ergibt Folgendes:

Der in seinem Stamm noch einfache Conus arteriosus verhält sich so wie im Stadium V.

Während aber dort von ihm ein gemeinsamer Truncus als caudales Stück der Aorta ventralis abwärts zieht und sich erst weiter unten in den vierten und sechsten Aortenbogen spaltet, finden wir hier den Conus arteriosus in seiner Höhe gegenüber den Abgängen des vierten und sechsten Aortenbogens derart verschoben, dass der

Fig. 9.



Schema zu Stadium V.

- o Arteria ophthalmica,
 - p Arteria pulmonalis,
 - R.a Ramus anterior
 - R.p Ramus posterior
- } der Carotis cerebialis.
- Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Schemen.

vierte Aortenbogen noch in die Auftheilungsebene des Conus fällt. Damit ist der Truncus communis der beiden caudalen Aortenbogen verschwunden. Der caudale Antheil der Aorta ventralis wird jetzt nur noch durch das vertikale Stück des sechsten Aortenbogens repräsentirt. Dieser Bogen biegt dann schief nach unten und hinten ab und zieht zur Aorta dorsalis. An der Umbiegungsstelle entsteht ein kurzes Gefäß, das als Arteria pulmonalis caudalwärts verläuft. Der vierte Aortenbogen, der, wie schon erwähnt, jetzt selbständig aus der Theilungsstelle des Conus arteriosus hervorgeht, zieht ebenfalls schief nach unten und hinten zur dorsalen Aorta. An der Implantationsstelle nun begrenzt der Aortenbogen deutlich eine Insel, die dadurch zu Stande kommt, dass an der cranialen Seite des Bogens knapp vor seiner Mündung ein Ast entsteht, der direkt zur Aorta dorsalis zieht und oberhalb des Bogens selbständig mündet (vgl. Taf. III Fig. 7). Der dritte Aortenbogen zeigt genau dieselben Verhältnisse wie im früheren Stadium. Er ist schwach S-förmig gekrümmt.

Das craniale Stück der Aorta ventralis lässt sich deutlich ein Stück aufwärts verfolgen. Nach kurzem Verlauf geht von ihm der ventrale Antheil des zweiten Aortenbogens seitwärts ab, während sich der Hauptstamm noch cranialwärts weiter verfolgen lässt und in der Region des Mandibularbogens endet.

Der zweite Aortenbogen verhält sich bezüglich seines dorsalen Anfangsstückes und der Ursprungsstelle desselben genau so wie im früheren Stadium. Er lässt sich noch bis an die ventrale Seite des Pharynx im Hyoidbogen verfolgen und verschwindet dann. Es sind wohl noch einige kleine Gefäßlumina an den nächsten Schnitten zu sehen, welche man als Fortsetzung des zweiten Aortenbogens ansprechen könnte, doch ist eine zweifellose Verbindung zwischen dem dorsalen und dem ventralen Abschnitte des zweiten Bogens nicht zu konstatiren.

Der erste Aortenbogen entspringt wieder knapp oberhalb der ersten Schlundtasche und zieht über diese hinweg. Es hat den Anschein, als ob seine Richtung, verglichen mit den Verhältnissen in Stadium V, eine mehr lateralwärts gerichtete wäre. Der schon beschriebene Ast ist auch hier wieder konstatirbar.

Die Arteria carotis cerebialis und deren Verzweigungen verhalten sich wie im früheren Stadium.

Die Arteria axillaris geht wieder aus der siebenten cervicalen Segmentalarterie hervor. Bis zur vierten entspringen diese aus der unpaaren Aorta.

Oberhalb der ersten Cervicalarterie entsteht noch die Hypoglossusarterie, die in der Höhe der Mündung des sechsten Aortenbogens ihren Ursprung nimmt. Cranial von diesen segmentalen Arterien gehen aus der Aorta wieder und zwar abermals an der medialen Seite Äste hervor. Ich konnte in diesem Stadium nur drei solche Arterien finden. Die oberste entsprang gegenüber dem Abgange des ersten Aortenbogens, die zweite am Abgang des zweiten und die dritte oberhalb der Abgangsstelle des dritten Aortenbogens.

Übersicht. In diesem Stadium (vgl. Textfig. 10) sind demnach der dritte, vierte und sechste Aortenbogen vollständig, der zweite befindet sich in Rückbildung, der erste ist unterbrochen.

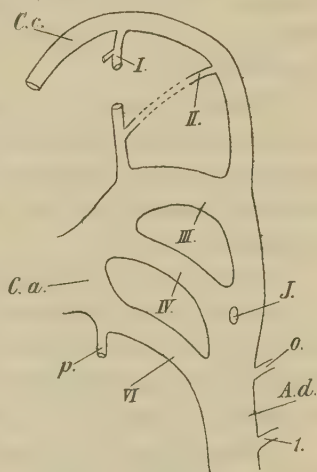
Der vierte Aortenbogen verläuft nach abwärts, er liegt in der Theilungsebene des Conus arteriosus. Die dorsalen Antheile der ersten zwei Aortenbogen sind vorhanden. Das craniale Stück der Aorta ventralis reicht bis in die Mandibularregion und entlässt im Hyoidbogen den ventralen Stumpf des zweiten Aortenbogens.

Stadium VII.

Die hierher gehörigen Embryonen haben eine größte Länge von ca. 4 mm. Auch in diesem Stadium sollen nur die Veränderungen des Aortensystems speciell beschrieben werden. Nach den geringgradigen Veränderungen in der Entwicklung der übrigen Organe zu schließen, ist dieses Stadium nur um ganz Weniges älter als das vorhergehende.

Erwähnt sei hier, dass das Linsenbläschen im Abschnüren begriffen ist, und dass die mittlere Schilddrüsenanlage, welche jeden Zusammenhang mit dem Pharynxentoderm verloren hat, allseitig von Mesoderm umgeben ist. Die Veränderung im Aortensystem lässt sich am besten durch den Vergleich der beiden Modelle (Taf. III Fig. 7 und 8) konstatiren, welche die Verhältnisse des dritten bis sechsten Aortenbogens in Stadium VI und VII wiedergeben.

Fig. 10.



Schema zu Stadium VI.

J Insel im vierten Aortenbogen. Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Stadien. Der in Rückbildung begriffene Theil des zweiten Bogens punktiert.

Der Conus arteriosus ist ungetheilt. Der sechste Aortenbogen, der schon in früheren Stadien isolirt in Form des caudalen Antheiles der Aorta ventralis nach abwärts zog, zeigt in diesem Stadium einen mehr bogenförmigen Verlauf von vorn oben nach hinten unten. Die Abbiegungsstelle der Aorta ventralis in den sechsten Bogen ist wieder durch die Arteria pulmonalis markirt. Der vierte Aortenbogen, der im früheren Stadium noch nach abwärts gerichtet verlief, zeigt jetzt einen ganz veränderten Verlauf. Sein Ende in der Aorta dorsalis liegt nun gegenüber seiner Entstehungsstelle aus dem Conus arteriosus. Er hat auch an Kaliber bedeutend zugenommen.

Kurz nach seinem Ursprung trägt der vierte Aortenbogen an seinem unteren Rande eine caudal gerichtete zapfenförmige Ausstülpung, welche nach kurzem, abwärts gerichtetem Verlaufe blind endet.

An seiner Implantationsstelle in die dorsale Aorta zeigt der vierte Aortenbogen wieder eine — allerdings ganz kleine — Inselbildung. Diese liegt in diesem Falle im unteren Winkel, der von dem vierten Aortenbogen und der Aorta dorsalis gebildet wird (vgl. Taf. III Fig. 8).

Während der dritte Aortenbogen im Stadium VI den beschriebenen schwach S-förmigen Verlauf genommen hat, zieht er in diesem Stadium ziemlich steil nach oben und hinten. Sein Verlauf ist nun ein mehr gestreckter, der Bogen selbst scheint im Ganzen mehr medialwärts verlagert.

Durch diese Veränderungen erscheint der dritte Bogen als craniale Fortsetzung des Conus arteriosus, ein cranialer Antheil der Aorta ventralis ist in diesem Theile nicht mehr deutlich nachweisbar. Die eigentliche Aorta ventralis erscheint jetzt wie ein steil nach oben ziehender Seitenast des dritten Aortenbogens.

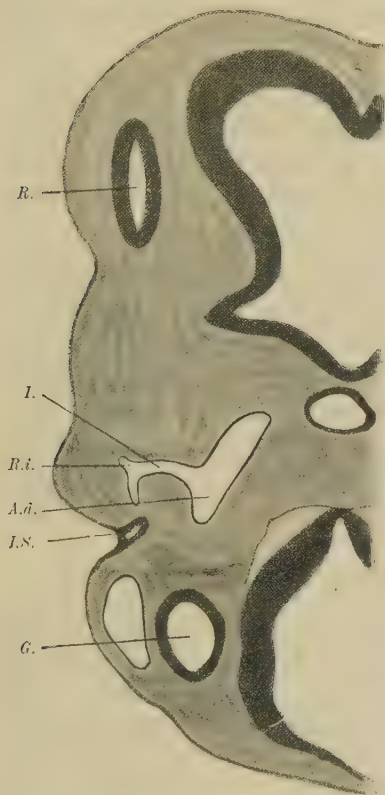
Dieser ventrale Aortenabschnitt ist noch ein gutes Stück cranialwärts zu verfolgen und verschwindet dann in der Gegend des Hyoidbogens. Hier geht ein kleiner Ast lateralwärts ab. Ob dieser noch den Rest des ventralen Antheiles des zweiten Aortenbogens darstellt, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu behaupten (vgl. Textfig. 12, Schema).

Der dorsale Antheil des zweiten Aortenbogens ist vorhanden. Er lässt sich ein Stück weit im Hyoidbogen ventralwärts verfolgen und hat an einer Stelle kurz nach seinem Abgang einen kleinen Seitenast. Seine Ursprungsstelle liegt caudal von der Labyrinthanlage. Der erste Aortenbogen, der cranial von der Labyrinthanlage aus der Aorta dorsalis entsteht, zieht stark lateralwärts ge-

richtet über die erste Schlundtasche hinweg medial von der am meisten cranialwärts reichenden lateralen Ausbuchtung derselben.

Man sieht daher am Horizontalschnitt (vgl. Textfig. 11) lateral und hinten von dem ersten Aortenbogen das obere Ende der ersten Schlundtasche.

Fig. 11.



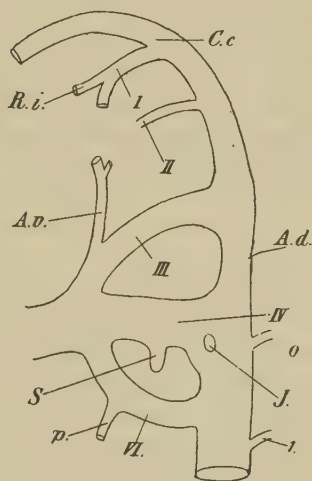
Schnitt durch die Abgangsstelle des ersten Aortenbogens im Stadium VII. Vergr. 50.

G Gehörbläschen,
R Riechgrübenchen,
I.S erste Schlundtasche,
A.d Aorta dorsalis,
I erster Aortenbogen,
R.i Oberkieferast des ersten Aortenbogens.

Die Ursprungsstelle des ersten Aortenbogens liegt gerade dort, wo die Aorta dorsalis als Arteria carotis cerebialis medial und nach vorn abbiegt.

Der erste Aortenbogen lässt

Fig. 12.



Schema zu Stadium VII.

J Insel im vierten Aortenbogen,
S Gefäßsprössen (fünfter Bogen?),
R.i Oberkieferast des ersten Bogens,
A.v Aorta ventralis.

Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Schemen.

sich bis in den Mandibularbogen hinein verfolgen. Er giebt an seiner oberen Seite einen cranialwärts, in den Oberkieferfortsatz ziehenden Ast ab, der in seinen ersten Anlagen auch schon in früheren Stadien nachweisbar war.

Die cervicalen Segmentararterien verhalten sich fast genau so

wie in der früheren Entwicklungsperiode. Es sind auch in diesem Stadium drei starke, medial von der Aorta dorsalis entspringende Gefäße vorhanden, die an den entsprechenden Stellen wie im Stadium VI diese Arterie verlassen.

Der Ramus anterior der Arteria carotis cerebralis setzt sich nach Abgabe der Arteria ophthalmica und einiger kleiner Gehirnnäste bis in den mittleren Nasenfortsatz fort.

Übersicht. In diesem Stadium (vgl. Textfig. 12, Schemata) sind der dritte, vierte und sechste Aortenbogen vollständig. Die Theilungsebene des Conus arteriosus ist in der Höhe des vierten Aortenbogens gelegen, dabei ist seine ventrale Ursprungsstelle gegenüber der dorsalen Mündungsstelle in caudaler Richtung verschoben.

Am caudalen Rand des vierten Bogens nahe seiner Ursprungsstelle entwickelt sich ein Gefäßpross als wahrscheinlicher Anfang des fünften Aortenbogens. Der dritte Aortenbogen verläuft steil nach aufwärts. Das craniale Stück der Aorta ventralis ist deutlich nachweisbar. Die dorsalen Antheile der ersten zwei Aortenbogens sind vorhanden. Der erste entlässt die für den Oberkieferfortsatz bestimmte Arterie, der zweite zeigt die ersten Anfänge von Astbildung.

Stadium VIII.

Da in diesem Stadium eine Reihe von Veränderungen, welche wohl schon im Stadium VII andeutungsweise vorhanden waren aber daselbst keine Berücksichtigung fanden, manifest werden, wird es nothwendig sein, hier eine etwas ausführlichere Beschreibung dieser Entwicklungsstufe zu geben.

Die hierher gehörigen Embryonen messen ca. 5—5,5 mm größte Länge. Im Allgemeinen sei bemerkt, dass das Linsenbläschen schon vollkommen abgeschnürt ist und dem Ektoderm geschlossen anliegt. Seine hintere Wand ist schon verdickt, wenn sich daselbst auch noch keine besonderen Wachsthumsvorgänge nachweisen lassen.

Im Bereiche des Vorderhirns hat sich das Hemisphärenhirn deutlich abgehoben, es ist bereits zur Bildung eines allerdings weiten Foramen Monroi primarium gekommen.

Am Stirnfortsatz lässt sich der laterale und der mediale Nasenfortsatz schon gut entwickelt nachweisen. Die paarige Lungenanlage ist bläschenförmig. Der Sinus cervicalis communicirt mit der Außenfläche noch durch einen breiten Gang.

Im Bereiche des Vorderdarmes ist es zu einer Reihe tief eingreifender Veränderungen gekommen.

Während noch im Stadium V die Achse des Pharynx (vgl. Taf. III Fig. 6) nach vorn schwach konkav war, hat die Krümmung wohl in den darauf folgenden Stadien allmählich zugenommen, ist aber erst in dieser Entwicklungsperiode zu einer deutlich ausgesprochenen geworden.

Die Pharynxachse hat jetzt beiläufig die Form, wie sie noch an der Fig. 13 Taf. IV, angehörig dem Stadium XI, ersichtlich ist. Sie ist jetzt cranialwärts stark konvex abgebogen und zeigt oral von der ersten Schlundspalte noch eine deutliche Abknickung ventral und caudalwärts.

Der oberste Punkt des Pharynx liegt in diesem Stadium in der Region des Überganges der zweiten Schlundtasche in die erste.

Da die Verhältnisse des Schlundes noch ausführlich an der Hand des Modells bei Stadium XI besprochen werden sollen, möge das bisher Angeführte vorläufig genügen.

Nach dem Abgange des Trachealrohres ist das Lumen des Vorderdarmes in der Sagittalebene längsoval und sehr schmal. Höher oben buchtet sich die dorsale Partie der Seitenwand jederseits derart aus, dass der Pharynx die Gestalt eines umgekehrten T bekommt.

Schon in der Ebene des sechsten Aortenbogens ist das caudale Ende der vierten Schlundtasche angeschnitten. Am Schnitte liegt der bläschenförmige Querschnitt lateral vom sechsten Aortenbogen, kommt dann höher oben an die mediale Seite des vierten Aortenbogens und kommuniziert noch in dieser Ebene durch einen schmalen Gang mit dem jetzt frontal querovalen Pharynx. An den Schnitten, welche gerade noch den mächtigen vierten Aortenbogen treffen, erscheint nun beim Verfolgen der Serie in caudocranialer Richtung der Anschnitt der dritten Schlundtasche und zwar wieder lateral vom vierten Aortenbogen. Sie verhält sich zum dritten Bogen ähnlich, wie die vierte Visceraltasche zum vierten Bogen.

Während also die dritte und vierte Schlundtasche von einander deutlich zu scheiden sind, findet im Bereiche der ersten und zweiten Tasche eine solche distinkte Abgrenzung nicht statt. Diese Verhältnisse werden noch näher bei Stadium XI, wo sie prägnanter sind, besprochen werden. Die mittlere Schilddrüsenanlage liegt als eine epitheliale Anhäufung von Mesoderm allseitig umschlossen knapp oberhalb jener Stelle, wo die beiderseitigen vierten Aortenbogen aus dem Conus arteriosus abgehen.

Im Bereiche des Aortensystems finden sich in diesem Stadium folgende Verhältnisse vor:

Der Conus arteriosus ist in seinem Stamme noch ungetheilt. Er zieht schräg nach hinten und oben. Seine Auftheilungsstelle hat sich hierbei gegen früher bedeutend caudalwärts verschoben. Während früher (Stadium VII) die Ursprungsstelle des sechsten Aortenbogens aus dem Conus arteriosus noch cranial von der Mündungsstelle in der Aorta dorsalis lag, ist hier (vgl. Taf. III Fig. 8 und Taf. IV Fig. 9) gerade das Umgekehrte der Fall.

Aus dem Conus arteriosus zieht an dessen Auftheilungsstelle zuerst der sechste Aortenbogen dorsalwärts, entlässt nach kurzem Verlauf die Arteria pulmonalis und verläuft schwach abgelenkt dorsalwärts, um in der Aorta dorsalis zu enden. Das ventrale Anfangsstück des vierten Aortenbogens nimmt zuerst eine rein craniale Richtung, biegt dann lateralwärts, um nach Ausführung einer zweiten wieder aufwärts gerichteten Krümmung in die Aorta dorsalis überzugehen. Hierbei reicht dieser Bogen viel weiter lateralwärts als der sechste Aortenbogen (vgl. Taf. IV Fig. 9).

Die Ursprungsstelle des dritten Aortenbogens verhält sich derart, dass dieser fast aus der vorderen Cirkumferenz des vierten zu entspringen scheint. Er zieht ein ganz kleines Stück cranialwärts und wendet sich dann in seinem Hauptstamme in scharfem Bogen lateralwärts. Hierbei kommt er aber nicht so weit lateral zu liegen, als der vierte Aortenbogen. Er beschreibt nun wieder einen Bogen und nimmt nun einen steil kopfwärts gerichteten Verlauf. An der Stelle seiner ersten scharfen Knickung geht von ihm ein ziemlich schwaches Gefäß ab, das oralwärts verläuft und sich nach kurzem Verlauf in der ventralen Region des Hyoidbogens gabelt. In der Fortsetzung des Hauptstammes verläuft der eine Ast gegen die Mandibularregion, während der andere Ast lateralwärts abbiegt und im Hyoidbogen noch ein gutes Stück verfolgbare ist.

Der Hauptstamm vom Ursprung aus dem dritten Aortenbogen bis in die Mandibularregion ist das craniale Stück der Aorta ventralis, der Seitenast wohl der ventrale Rest des zweiten Aortenbogens (siehe Textfig. 14).

Nach der Aufnahme des dritten Aortenbogens biegt die Aorta dorsalis leicht nach vorn ab, um dann einen nach unten offenen Bogen zu beschreiben.

Fast auf der Höhe dieser Krümmung entlässt sie ein Gefäß, das den lateralen Pharynxrand umgreifend im Hyoidbogen abwärts zieht

und sich hierbei dem N. facialis anschließt (vgl. Textfig. 13). Dieses Gefäß ist das dorsale Stück des zweiten Aortenbogens.

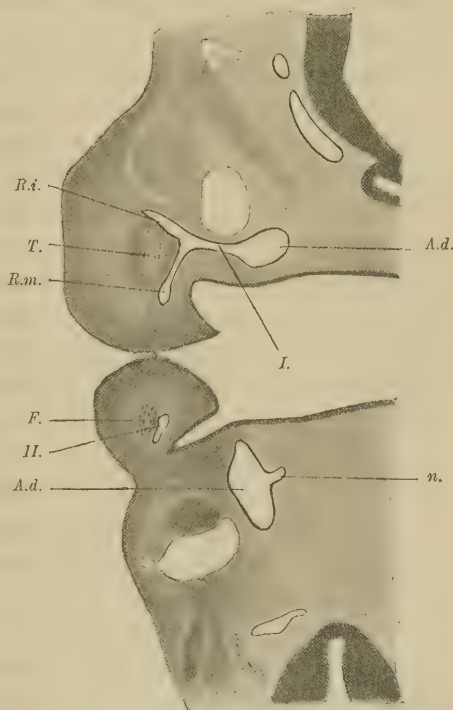
Kurz nach seinem Ursprung aus der Aorta dorsalis giebt der zweite Aortenbogen einen kleinen Zweig ab, der wenige Schnitte cranialwärts zu verfolgen ist.

Schon jenseits der vorhin beschriebenen Kurve der Aorta dorsalis, also bei der Verfolgung der Serie in cranio-caudaler Richtung später erscheinend, zweigt aus diesem Gefäß das dorsale Stück des ersten Aortenbogens ab. Dieses zieht stark lateralwärts vom Aortenstamme ab und biegt hierbei ein wenig cranialwärts. Das Gefäß gelangt um die orale Kuppe der ersten Schlundtasche, die sich bereits zum Cavum tympani umzuformen beginnt, herum bis an den N. trigeminus.

Hier medial vom Quintus theilt sich die Arterie. Der Hauptstamm (Textfig. 13) zieht an den N. mandibularis angeschlossen gegen den Unterkieferbogen und lässt sich hier weit in demselben verfolgen. Der in cranialer und lateraler Richtung vom Stamm abgehende Ast zieht, dem zweiten Trigeminusaste folgend im Oberkieferfortsatz oralwärts.

Auch dieser in den früheren Stadien nur ein kleines Stück verfolgbare Gefäßstamm ist bedeutend in die Länge gewachsen. Gerade an der Theilungsstelle in den Ober- und Unterkieferast geht aus ersterem aber noch ein kleiner Zweig ab, der nur ein Stück weit cranialwärts zu verfolgen ist (Ramus supraorbitalis).

Fig. 13.



Schnitt durch den Abgang des ersten Aortenbogens im Stadium VIII. Vergr. 40.

- | | | | |
|------------|---------------------------------------|----------|---------------------|
| <i>F</i> | N. facialis, | <i>T</i> | N. trigeminus, |
| <i>A.d</i> | Aorta dorsalis, | <i>I</i> | erster Aortenbogen, |
| <i>II</i> | zweiter Aortenbogen, | | |
| <i>R.m</i> | Unterkieferast (Ramus mandibularis), | | |
| <i>R.i</i> | Oberkieferast (Ramus infraorbitalis), | | |
| <i>n</i> | mediale Gehirnarterie. | | |

Nach dem Abgang des ersten Aortenbogens wird die Aorta dorsalis zur Arteria carotis cerebialis. Diese biegt medialwärts und theilt sich seitlich von der Hypophyse in einen Ramus anterior und posterior. Der letztere ist nun schon ein gutes Stück längs der Basis des Rhombencephalon caudalwärts zu verfolgen.

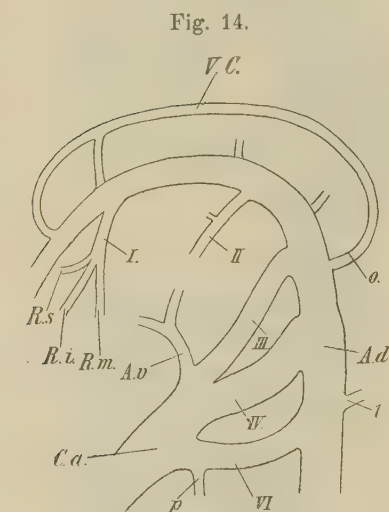
Der Ramus anterior entlässt nebst Gehirnnästen noch die Arteria ophthalmica und zieht in den medialen Nasenfortsatz, wo er sich verzweigt.

Die siebente Cervicalarterie entlässt wieder die Arteria axillaris:

alle sieben, besonders aber die letzte, sind sehr stark entwickelt.

Die untersten zwei gehen aus der unpaaren Aorta hervor. Die erste Segmentalarterie entsteht knapp oberhalb der Mündung des sechsten Aortenbogens, während die Hypoglossusarterie gegenüber vom vierten Aortenbogen entspringt. Diese Arterie vereinigt sich mit dem Ramus posterior der Carotis cerebialis und bildet so (vgl. Schema, Fig. 14) die »Arteria vertebralis cerebialis«.

Oberhalb dieser Arterie konnte ich in diesem Stadium noch drei mehr an der medialen Wand der paarigen Aorta dorsalis entspringende Arterien beobachten. Jede von ihnen entspringt etwas cranial von je einem der drei oberen Aortenbogen. Sie haben ein ganz



Schema zu Stadium VIII.

R.s Ramus supraorbitalis,
R.i Ramus infraorbitalis,
R.m Ramus mandibularis,
v.c Art. vertebralis cerebialis.

Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Schemen.

auffällig großes Lumen. Der Ursprung der mittleren Arterie ist auf dem in Textfig. 13 wiedergegebenen Schnitt getroffen und mit *n* bezeichnet. Sie ziehen medialwärts gegen das Neuralrohr. Die vordeste vereint sich mit dem Ramus posterior der Arteria carotis cerebialis, resp. mit der Arteria vertebralis cerebialis.

Übersicht. Der Conus arteriosus ist noch ungetheilt. In diesem Stadium (vgl. Fig. 14) sind der dritte, vierte und sechste Aortenbogen vollständig. Die Auftheilungsstelle des Conus arteriosus in eine rechte und eine linke Hälfte ist, im Stadium VII in der Ebene

des vierten Aortenbogens gelegen, noch weiter abwärts gerückt und liegt jetzt schon etwas unterhalb der Abgangsstelle des sechsten Aortenbogens.

Die dorsale Mündungsstelle des vierten Bogens liegt cranial von dessen Ursprung; der Bogen selbst zeigt wohl keine cirkumskripte Ausbauchung seines caudalen Kontour, ist aber deutlich gerade in der Mitte seines Verlaufes caudalwärts ausgebogen.

Der dritte Aortenbogen steigt steil aufwärts.

Die ventrale Aorta reicht bis über die Hyoidregion aufwärts und entlässt das ventrale Anfangsstück des zweiten Aortenbogens.

Das dorsale Stück des zweiten Aortenbogens giebt einen cranialwärts ziehenden Ast ab. Es ist dies der Anfang des Verbindungsastes zum ersten Aortenbogen, wie noch gezeigt werden wird. Der erste Aortenbogen zeigt drei Äste, den Ramus supraorbitalis, infraorbitalis und mandibularis; die beiden letzteren verhalten sich wie im früheren Stadium. Die Hypoglossusarterie entspringt in der Höhe des vierten, die erste Segmentalarterie in der des sechsten Bogens.

Die Arteria vertebralis cerebralis wird von der Hypoglossusarterie gebildet.

Stadium IX.

Die hierher gehörigen Embryonen haben eine größte Länge von ca. 5,5—6 mm. Dieses Stadium charakterisirt sich durch ein vollkommen abgeschnürtes Linsensäckchen, dessen hintere Wand stark verdickt erscheint. Während im früheren Stadium der Sinus cervicalis noch durch einen deutlichen Gang mit der Außenfläche in Verbindung stand, finden wir in diesem Stadium nur einen soliden Epithelstrang als letzten Rest dieser Verbindung. In der Gestalt der Pharynxachse ist kaum eine Veränderung konstatirbar. Die vierte Schlundtasche, welche weit caudalwärts reicht, ist mit dem Pharynx noch in Zusammenhang, allerdings nur mehr durch eine sehr schmale Kommunikation. Diese Kontinuität lässt sich zwischen dritter Schlundtasche und Pharynx kaum mehr konstatiren.

Der Oberkieferfortsatz ist deutlich entwickelt und hat sich dem lateralen Nasenfortsatz bereits angelegt. Lateraler und medialer Nasenfortsatz sind ebenfalls groß. Am Vorhof finden wir das Septum primum schon losgelöst und bandförmig den Vorhof durchsetzen.

Im Aortensystem ist nun auch die Theilung des Conus arteriosus in Pulmonalis und Aorta eingetreten.

Der Stamm der Pulmonalis theilt sich nach kurzem Verlauf in

die beiden sechsten Aortenbogen, welche zuerst ein Stückchen lateralwärts und dann im Bogen cranialwärts ziehen. Die Bogen unterscheiden sich schon deutlich in ihrem Kaliber. Während der linke an Volumen im Vergleich zu früher eher zu- als abgenommen hat, finden wir den rechten speciell in der Mitte seines Verlaufes merklich verdünnt.

Beide Pulmonalisbogen geben je eine weit caudalwärts verfolgbare Arteria pulmonalis ab.

Knapp vor der Mündung eines jeden Pulmonalisbogens in die zugehörige Aorta dorsalis tritt eine Verbindung des Bogens mit dem cranial davon gelegenen vierten Bogen ein, die genauer bei der Besprechung des letzteren abgehandelt werden soll.

Der Stamm der Aorta zieht ziemlich steil cranialwärts, weicht dabei ein wenig nach rechts ab und löst sich an einer Stelle in zwei mächtige Gefäßstämme (vgl. Taf. IV Fig. 10) auf. Da diese beiden Stämme sich rechts und links verschieden verhalten, ist es nothwendig, jeden derselben separat zu besprechen.

Rechterseits theilt sich der Truncus communis nach ganz kurzem Verlauf

- 1) in einen schief nach oben und seitwärts ziehenden Ast,
- 2) in einen direkt dorsalwärts ziehenden und
- 3) in einen mehr caudalwärts gerichteten Ast.

Der letztere ist der vierte Aortenbogen. Dieser beschreibt eine schwache mit ihrem Scheitel abwärts gerichtete Krümmung und mündet dann direkt nach hinten ziehend in die Aorta dorsalis. Diese Verlaufsart erhält man, wenn man dem cranialen Kontour des Gefäßes folgt. Ganz anders verhält sich der caudale Gefäßrand. Dieser ist weit nach abwärts ausgebuchtet (vgl. Taf. IV Fig. 11), so dass der Bogen von vorn gesehen (vgl. Taf. IV Fig. 10) von seiner Ursprungsstelle direkt abwärts zu verlaufen scheint. Diese wohl nicht cirkumskripte aber doch immerhin abgrenzbare Ausbuchtung der unteren Gefäßwand reicht bis in die Ebene des sechsten Bogens, legt sich ihm derart an, dass die beiden Wandbezirke an einer ganz kleinen Stelle unter einander in Berührung stehen (vgl. Taf. IV Fig. 11). Eine Kommunikation der beiden Bogen kann sicher ausgeschlossen werden. Die beschriebene Ausbuchtung liegt an derselben Stelle wie der in Stadium VII beschriebene zapfenförmige Gefäßspross. Es mag hier nur der Befund aufgenommen sein, seine Deutung soll später gegeben werden.

Der dritte Aortenbogen, dessen Ursprungsverhältnisse schon be-

schrieben wurden, zieht direkt dorsalwärts, biegt in der Nähe der Aorta dorsalis angelangt scharf cranialwärts, um kurz darauf in die Aorta dorsalis zu münden. Dem Anfangsstück des dritten Aortenbogens so zu sagen aufgesetzt erscheint der vorhin erwähnte schief nach oben und außen ziehende Gefäßstamm. Im Bereiche seines Ursprunges findet sich wieder eine ganz eigenthümliche Inselbildung (vgl. Taf. IV Fig. 10). Die dabei das Gefäßlumen durchsetzende Mesodermbrücke ist allerdings nur auf zwei 10 μ dicken Schnitten vorhanden. Der Stamm der Arteria zieht nun schief nach aufwärts und seitwärts gegen die Mandibularregion und giebt in seinem Verlauf an seiner medialen Seite einen kleinen Ast ab (Arteria lingualis?), kurz darauf einen schwachen lateral gerichteten, um selbst nach wenigen Schnitten zu verschwinden.

Linkerseits finden wir ebenfalls einen Truncus communis, der sich aber gegenüber dem rechten different verhält. Er scheint nämlich mehr die Fortsetzung des Aortenstammes zu bilden, während der rechte gemeinsame Gefäßstamm mehr als Seitenast imponirt. Das ganze Aortensystem erscheint daher in der Ansicht von vorn asymmetrisch (vgl. Taf. IV Fig. 10).

Der linke vierte Aortenbogen zeigt dieselbe caudale Ausbuchtung wie rechts, auch hier finden wir die Berührung mit dem sechsten Bogen.

Auch bezüglich der Ursprungsverhältnisse des dritten Aortenbogens und des schief nach oben und außen verlaufenden, schon rechterseits beschriebenen Gefäßes ist ein gewisser Unterschied nicht zu verkennen.

Sie erscheinen wie aus einem allerdings kurzen Truncus communis zu entspringen, der wieder selbst an der Stelle seinen Ursprung hat, wo der Aortenstamm in cranialwärts gerichteter Kurve in den vierten Aortenbogen übergeht. Während sich der schief nach oben und außen ziehende Gefäßstamm links so verhält wie rechts, findet sich im Bereiche des linken dritten Aortenbogens wieder eine Besonderheit. Knapp vor seiner Mündung in die Aorta dorsalis zeigt er eine kleine nur auf drei Schnitte sich erstreckende caudalwärts gerichtete Ausbuchtung. Bemerkt sei nur noch hier, dass die Asymmetrie zwischen rechtem und linkem Abschnitt des Aortensystems, zu mindest was das ungleich weite Hinabreichen der Elemente anlangt, in der Wiedergabe in Fig. 10 dadurch verstärkt erscheint, dass das Modell, welches nach einem schiefgeschnittenen Embryo gefertigt wurde, der Schnittebene entsprechend gezeichnet ist. Dreht

man die Abbildung so, dass die dorsalen Aorten vertikal stehen, so erscheint diese Asymmetrie gemildert.

Die Aorta dorsalis ist in jenem Theil, der als dorsales Verbindungsstück zwischen dem dritten und vierten Bogen anzusehen ist, beiderseits bedeutend dünner geworden. Oberhalb der Mündungs-

stelle des dritten Bogens beschreibt jede dorsale Aorta einen dorsalwärts gerichteten Bogen, wie er schon in früheren Stadien beschrieben wurde.

Das noch vorhandene dorsale Stück des zweiten Aortenbogens entspringt an derselben Stelle wie im früheren Stadium. Es zieht lateralwärts, erreicht den Facialis und spaltet sich daselbst in zwei Äste (vgl. Textfig. 15).

Der eine zieht nach vorn und aufwärts gegen das Cavum tympani, während der andere, der medialen Seite des Facialis angeschlossen, noch ein Stück weit zu verfolgen ist. Der vordere Ast verliert sich ebenfalls nach einigen Schnitten.



Schnitt durch die Abgangsstelle des zweiten Aortenbogens im Stadium IX. Vergr. 40.

F Facialis, *T* Trigeminus,
I.S erste Schlundtasche, *R.a* Ramus anastomoticus.

Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

Der noch vorhandene dorsale Antheil des ersten Aortenbogens, welcher an der im früheren Stadium beschriebenen Stelle von der Aorta dorsalis abzweigt, giebt nach kurzem Verlauf einen Ast ab, um knapp danach wieder in drei Zweige zu zerfallen. Der zuerst erwähnte Ast (vgl. Schema) zieht nach hinten und oben gegen die Paukenhöhle. Die drei Zweige verhalten sich nun folgendermaßen:

Der erste, cranialste zieht nach vorn und oben und gelangt an die laterale Seite des Ganglion trigemini, um hier zu enden. Der zweite mittlere Ast kommt an die mediale Seite des zweiten Trigeminiastastes zu liegen und zieht mit diesem — später dessen unterer Fläche anliegend — als Arteria infraorbitalis gesichtswärts.

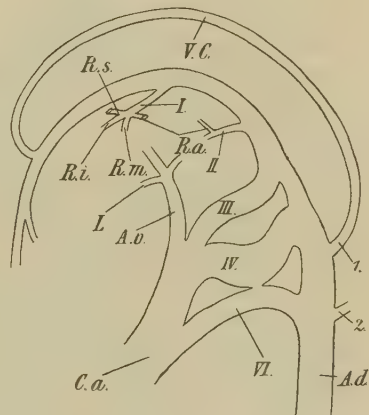
Der dritte Ast folgt dem Verlaufe des N. mandibularis in den Unterkiefer. Anfangs liegt er an dessen medialer Seite, später am hinteren Rande desselben, um schließlich an die laterale Seite des Nerven zu gelangen. In dieser Lage ist er nur einige Schnitte noch distalwärts zu verfolgen.

Die Arteria carotis cerebialis verhält sich so wie im früheren Stadium. Der Ramus anterior endet als mächtige Arterie im Septum nasi.

Die siebente Cervicalarterie entlässt die Arteria axillaris. Sie entspringt aus der unpaaren Aorta, die sechste beginnt an der Theilung in die unpaaren Aorten. Die zweite nimmt ihren Ursprung gegenüber vom sechsten, die erste gegenüber vom vierten Aortenbogen. Diese oberste Segmentalarterie bildet die Arteria vertebralis cerebialis, während die Hypoglossusarterie schon verschwunden ist. Die in den früheren Stadien beschriebenen medialwärts verlaufenden Arterien, welche aus der Aorta dorsalis stammten, kann ich in diesem Stadium nicht mehr nachweisen.

Übersicht. In diesem Stadium (vgl. Fig. 16) ist die Theilung des Conus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta bereits eingetreten. Gleichzeitig mit diesem Vorgang, wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grad von ihm abhängig, haben sich im Aortensystem eine Reihe von Veränderungen abgespielt. Während die Arteria pulmonalis und die beiden aus ihr hervorgehenden Aortenbogen fast im selben Niveau wie in Stadium VIII geblieben sind, ist der Aortenabschnitt des Conus arteriosus auffällig in die Länge gewachsen.

Fig. 16.



Schema zu Stadium IX.

- L Arteria lingualis,
 R.a Ramus anastomoticus vom ersten und zweiten
 Bogen,
 1 und 2 erste und zweite Cervicalarterie.
 Die anderen Bezeichnungen wie in den früheren
 Schemen.

Die so verlängerte Aorta zeigt auch schon Asymmetrien bezüglich des Abganges des Aortenbogens rechts und links, welche entfernte Ähnlichkeit zu den bleibenden Verhältnissen erkennen lassen.

Rechts ist der Abstand zwischen dem Abgange des dritten und vierten Aortenbogens fast vollkommen verschwunden, so dass die beiden schon einen *Truncus communis*, die zukünftige *Arteria anonyma*, bilden. Hier ist wieder Inselbildung zu beobachten. Es sind in diesem Stadium so wie früher drei (dritter, vierter und sechster) vollständige Aortenbogen jederseits vorhanden.

Der rechte Pulmonalisbogen ist schon bedeutend schwächer als der linke.

Die auffälligste Veränderung haben der dritte und vierte Bogen in ihrem Verlauf erlitten.

Während im früheren Stadium noch die dorsalen Endstellen viel höher lagen als die ventralen Ursprünge, so dass die Gefäße in cranio-dorsaler Richtung verliefen, ist dieses Verhältnis jetzt beinahe umgekehrt. Es macht bei der Betrachtung der Modelle den Eindruck, als ob ihre ventrale Ursprungsstellen jetzt plötzlich cranialwärts verschoben worden wären.

Der vierte Bogen zeigt außerdem eine so bedeutende Ausbuchtung seiner caudalen Wand, dass diese mit der cranialen des sechsten Bogens in Berührung gekommen ist und mit ihr wie verschmolzen erscheint. Der dorsale Abschnitt des zweiten Bogens zeigt einen cranialwärts ziehenden Ast, den zukünftigen Verbindungsast mit dem ersten Bogen, und folgt im Übrigen dem *N. facialis*.

Der erste Aortenbogen theilt sich in den *Ramus supraorbitalis*, *infraorbitalis* und *mandibularis*, von denen der letztere schon weit distalwärts ausgewachsen ist. Gerade an der Theilungsstelle des ersten Aortenbogens entsteht ein nach hinten und unten verlaufendes Gefäß als das obere Stück der sekundären Verbindung zwischen zweitem und erstem Aortenbogen (*Ramus anastomoticus*).

Stadium X.

Da dieses Stadium sich in seinen Hauptstücken genau so verhält wie Stadium IX, sollen hier nur jene Veränderungen besprochen werden, welche für den graduellen Fortschritt in der Entwicklung des Gefäßsystems von Bedeutung sind.

Während in dem früheren Stadium eine Kommunikation zwischen der caudalen Aussackung des vierten Aortenbogens und dem Pul-

monalisbogen sicher auszuschließen war, finden wir in diesem Stadium gerade den Moment der Herstellung einer kommunizierenden Öffnung eingetreten.

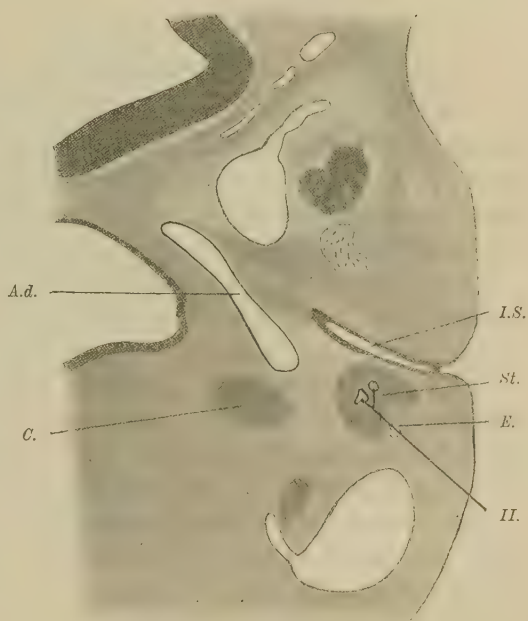
Nun besteht wirklich eine direkte Verbindung zwischen den beiden caudalen Bogen, welche, wie noch gezeigt werden wird, längere Zeit bestehen bleibt. Die Kommunikation tritt gleichzeitig auf beiden Seiten ein.

Der im früheren Stadium beschriebene kleine Ast des cranialen Antheiles der Aorta ventralis hat an Länge zugenommen, gelangt an die mediale Seite des N. hypoglossus und zieht mit diesem ein Stück oralwärts. Er repräsentirt damit die Anlage der Arteria lingualis.

Der dorsale Antheil des zweiten Aortenbogens selbst verhält sich genau so wie früher. Nur an der Theilungsstelle in den cranialen und caudalen Ast ist eine Veränderung vorsichgegangen. Während in den bisherigen Stadien nirgends von einer Verdichtung des Mesoderms irgend etwas zu sehen war, finden wir

hier dieses Phänomen zum ersten Mal. Gerade an der Theilungsstelle des zweiten Bogens, medial und vorn vom N. facialis zeigt sich ganz deutlich eine kreisförmige Zone von verdichtetem Mesoderm, die lebhaft Hämatoxylin annimmt. In dieser selbst gelegen, tritt die Theilung der Arterie ein. Während aber diese distinkte Schicht noch einige Schnitte an dem cranialen Aste aufwärts zu verfolgen ist, hört sie sofort unter der Theilungsstelle auf, so dass der

Fig. 17.



Schnitt durch die Stapesanlage im Stadium X.

C Cochleaanlage, St Stapesblastem,
II zweiter Aortenbogen mit seinen beiden Ästen.

Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

caudale Ast frei caudalwärts dem Facialis angeschlossen verläuft (vgl. Textfig. 17).

Diese mesodermale Anlage repräsentirt das Stapesblastem. Im Bereiche des ersten Aortenbogens ist keinerlei nennenswerthe Veränderung gegenüber Stadium IX zu konstatiren.

Übersicht. Von der schematischen Wiedergabe der in diesem Stadium gefundenen Verhältnisse kann abgesehen werden. Wir finden in dieser Entwicklungsperiode den Eintritt der Kommunikation zwischen viertem und sechstem Aortenbogen, das Auftreten der Arteria lingualis und das Erscheinen der ersten Anlage des Stapes.

Stadium XI.

Da sich in diesem Stadium eine Reihe von wichtigen Veränderungen vollziehen, ergab sich die Nothwendigkeit der Kontrolle halber nicht nur horizontal und sagittal geschnittene Embryonen zu untersuchen, sondern auch die Methode des Plattenmodells und die der Profilrekonstruktion zur Veranschaulichung der Verhältnisse zu verwenden.

Es war auf diese Weise möglich von der großen Zahl von Schnittbildern, welche sonst nothwendig gewesen wären, fast vollkommen Abstand zu nehmen.

Die in diese Entwicklungsphase gehörigen Embryonen haben eine Länge von ca. 6,5 mm. Sie besitzen eine physiologische Nabelhernie mit einfacher Nabelschleife. Die Scheidung der Herz-Ventrikel hat schon begonnen, die Endothelkissen sind mächtig entwickelt.

Die Theilung des Conus arteriosus in einen Pulmonalis- und einen Aortentheil ist bis in die Ventrikelregion vorgeschritten.

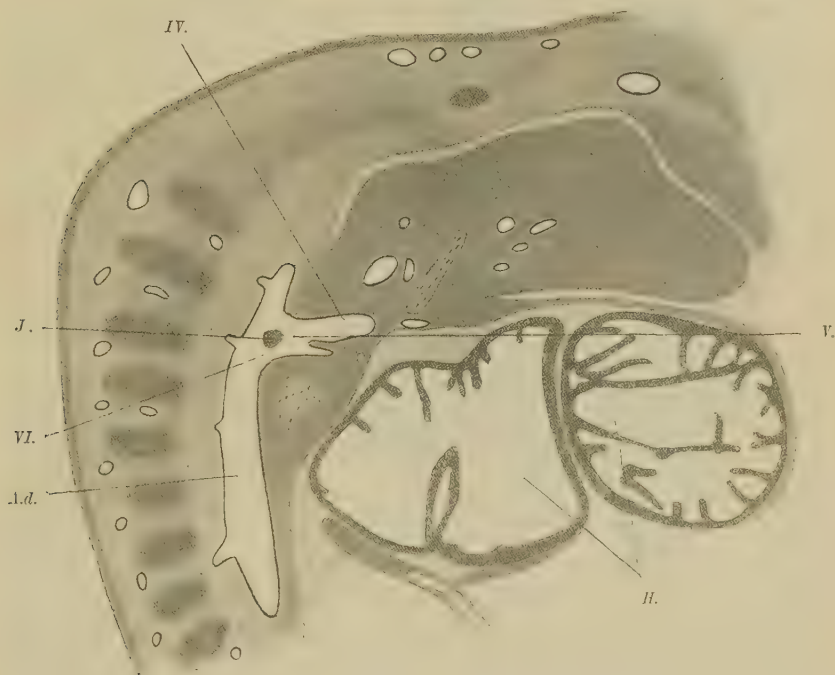
Der Pulmonalisstamm theilt sich in die beiden sechsten Aortenbogen; jeder von diesen giebt kurz nach seinem Entstehen je eine Lungenarterie ab. Während aber der linke sechste Bogen als ein mächtiger Stamm nach Abgabe der Arteria pulmonalis propria dorsalwärts zieht, zeigt der rechte von dieser Stelle an nun mehr ein enges Lumen; er ist deutlich der Rückbildung verfallen, und wird erst wieder stark jenseits seiner Kommunikation mit dem vierten Aortenbogen. Diese ist auf beiden Seiten vorhanden. Der Verlauf des Aortenstammes und sein Auftheilungsmodus zeigt keinen nennenswerthen Fortschritt gegenüber Stadium X.

Der vierte Aortenbogen ist rechterseits noch stärker caudalwärts ausgebogen als links, er ist auch bezüglich seines Volumens merklich hinter letzterem zurückgeblieben.

Während im früheren Stadium die Verbindung des vierten Bogens mit dem sechsten sich von der Konvexität des ersteren nicht scharf abhob, finden wir in diesem Stadium dieses Kommunikationsstück als einen deutlich kontourirten Gefäßabschnitt in vertikaler Richtung vom vierten zum sechsten Bogen ziehen (vgl. Taf. IV Fig. 11 und 12).

Letztere giebt ein Modell wieder, das eigens zur Klarlegung dieser Verhältnisse nach einer Sagittalserie angefertigt wurde. Man sieht

Fig. 18.



Längsschnitt durch die Inselbildung im Stadium XI. Vergr. 50.

J Insel, H Herz, V fünfter Aortenbogen. Die anderen Bezeichnungen wie früher.

an demselben die kleine Lücke, welche cranial vom vierten, caudal vom sechsten Bogen, dorsal von der Rückenarteria und ventral vom Verbindungsstück begrenzt wird. An einem geeigneten Sagittalschnitt durch diese Region (vgl. Textfig. 18) erscheint diese Lücke als eine allseitig von der Blutbahn umschlossene mesodermale Insel. Bei starker Vergrößerung kann man auch deutlich die endotheliale Bekleidung sehen.

Zwischen dem vierten und sechsten Bogen kommt das Derivat

der vierten Schlundtasche zu Tage, zwischen dem vierten und dritten Aortenbogen das der dritten.

Der dritte Bogen zeigt im Großen und Ganzen dieselben Verhältnisse wie im Stadium X. Das dorsale Verbindungsstück zwischen diesem und dem nächsten caudalen Bogen ist vielleicht noch etwas schwächer geworden.

An der Ursprungsstelle des cranialen Antheils der Aorta ventralis findet sich an der Horizontalserie, wie dies im Modell deutlich zu sehen ist (vgl. Taf. IV Fig. 13) wieder eine Inselbildung.

Die Aorta ventralis entläßt abermals medialwärts eine kurze mit dem Hypoglossus verlaufende Arteria lingualis, lateralwärts einen kurzen Gefäßstamm und richtet nun ihren Lauf nach oben und außen, um bald zu verschwinden.

Bevor wir an die Schilderung der Aorta dorsalis und der beiden cranialen Aortenbogen gehen, wird es sich vielleicht empfehlen, die Verhältnisse des Pharynxabschnittes zu besprechen, der cranial vom dritten Aortenbogen gelegen ist.

Aus Gründen, welche schon einleitend erwähnt wurden, soll nur so weit auf diesen Gegenstand eingegangen werden als unbedingt nothwendig ist.

Die schon in Stadium VIII besprochene Beugung des Pharynx wird bei der Betrachtung des Modells (vgl. Taf. IV Fig. 13) manifest. Bei aufrechtstehend gedachtem Embryo ist der oberste Abschnitt des Pharynx repräsentirt durch jene Partie der hinteren Schlundwand, welche der Grenze zwischen zweiter und erster Schlundtasche entspricht. Der Pharynx dacht von hier aus nicht nur nach vorn und hinten, sondern auch nach rechts und links ziemlich stark ab; er ist also hier kuppenförmig vorgetrieben. Im leicht konkaven Bogen zieht der mediane Schlundkontour von hier nach vorn, um an der Stelle der Hypophysenausstülpung scharf nach unten abzufallen.

Oberhalb des dritten Aortenbogens weichen die beiden seitlichen Pharynxwände plötzlich weit lateralwärts von einander (vgl. Taf. IV Fig. 14) zur zweiten Schlundtasche ab. Diese geht allmählich nur durch eine leichte Einsenkung geschieden in die erste Visceraltasche über.

Die erste Schlundtasche grenzt sich oralwärts durch eine deutliche Knickung ab, erhebt sich dann in ihrem mittleren am weitesten lateral gelegenen Abschnitt cranialwärts, um im leichten nach aufwärts konkaven Bogen, wie erwähnt, in die zweite Schlundtasche überzugehen. Sie trägt an ihrer dorsalen Seite eine Delle für die Anlage der Cochlea, Impressio cochlearis.

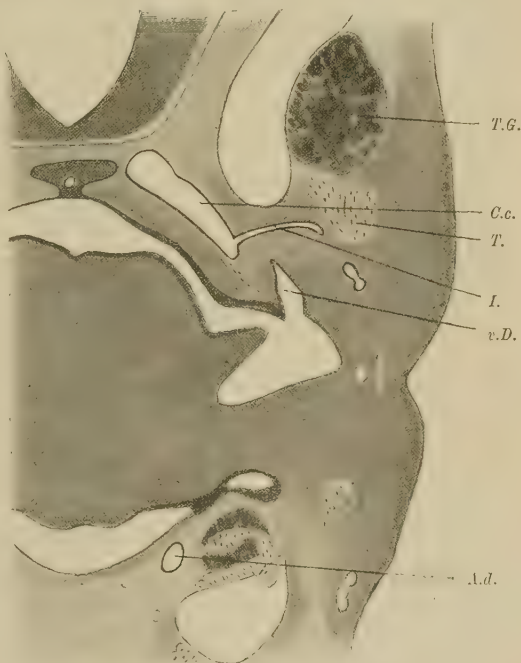
Der vor der Abbiegung des Pharynx oberste Antheil der ersten Schlundtasche ist nun der vorderste geworden, seine früher dorsal und lateralwärts gerichtete Ecke bildet jetzt ein nach aufwärts und auswärts gerichtetes Divertikel. Die laterale Kante des Pharynx erscheint etwas umgekrempft, und sieht nun nach außen und oben.

Die Aorta dorsalis, welche nach Aufnahme des dritten Aortenbogens wieder an Kaliber gewonnen hat, biegt nun im dorsal-konvexen Bogen nach vorn und unten, um darauf in einer lateral-konvexen Kurve weiter zu ziehen. Dort, wo sie die lateral gerichtete Schleife beginnt, entlässt sie den dorsalen Antheil des zweiten Aortenbogens.

Die Ursprungsstelle desselben liegt knapp hinter der Impressio cochlearis. Dieser zieht lateralwärts und zerfällt wieder im Stapesblastem in die zwei schon bekannten Äste. Der caudale Ast überschreitet die laterale Pharynxkante an der zwischen der zweiten und dritten Schlundtasche gelegenen Einsenkung zusammen mit dem Facialis und folgt ihm noch ein Stück ventralwärts.

Der craniale Ast zieht unter dem Facialis knie durch und umgeht die Impressio cochlearis im lateral konvexen Bogen (vgl. Taf. IV Fig. 13 und 14). Er überschreitet hierauf die vordere Kante der ersten Schlundtasche, welche sich zwischen der vorderen und seitlichen Ausbuchtung dieser Tasche hinzieht und mündet in den mandi-

Fig. 19.



Schnitt durch den Abgang des ersten Aortenbogens im Stadium XI.
Vergr. 40.

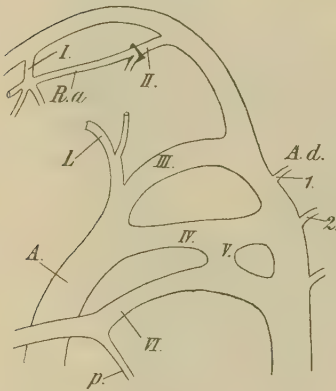
T.G. Trigeminusganglion, T Trigeminus, dritter Ast,
v.D. vorderes Divertikel der ersten Schlundspalte,
C.c. Carotis cerebialis.

Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

bularen Ast des ersten Aortenbogens, am Ursprungsorte dieses Gefäßes.

Wie erinnerlich, entsprang im früheren Stadium beiläufig an derselben Stelle ein kurzer Ast, der nach hinten und unten zog. Er dürfte wohl jetzt das Mündungsstück des cranialen Astes des zweiten Aortenbogens in den Mandibularast repräsentiren. Die im früheren Stadium beschriebene mesodermale Verdichtungszone ist auch hier wieder vorhanden; sie ist vielleicht etwas distinkter geworden und verhält sich topisch zum Facialis und zur Theilungsstelle des zweiten Aortenbogens genau so wie früher.

Fig. 20.



Schema zu Stadium XI.

A Aorta,
R.a Ramus anastomoticus,
V fünfter Aortenbogen,
L Arteria lingualis.

Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

Der erste Aortenbogen entsteht aus der Aorta dorsalis an der Stelle ihrer lateralwärts gerichteten Konvexität. Die Ursprungsstelle liegt vor dem vorderen Divertikel des Cavum tympani (vgl. Textfig. 19).

Von hier aus zieht das Gefäß lateralwärts, umgreift im schwach nach vorn konvexen Bogen die vordere Ausbuchtung der ersten Schlundtasche und theilt sich nun fast an einem Punkte in drei Äste. Der cranialwärts ziehende Ast gelangt an die laterale Seite des Ganglion trigemini, Arteria supraorbitalis, der mittlere Ast kreuzt den dritten Trigeminusast, an dessen medialer Seite und schließt sich als Arteria infraorbitalis dem zweiten Trigeminusaste an. In Fortsetzung

des Hauptstammes zieht der Mandibularast gegen den Unterkiefer. Er nimmt knapp nach seinem Entstehen, wie schon beschrieben, den Verbindungsast mit dem zweiten Aortenbogen auf und gelangt dann an den hinteren Rand des Ramus mandibularis trigemini. Nach kurzem Verlauf umgreift er den Nerven an dessen lateraler Seite, um ihm vorn und außen von demselben gelegen, in den Unterkiefer weiter zu folgen (vgl. Taf. IV Fig. 15).

Nach Abgabe des ersten Aortenbogens wird die Aorta dorsalis zur Arteria carotis cereбрalis, die sich in einen Ramus anterior und posterior spaltet; der erstere endet nach Abgabe der Arteria ophthal-

mica als Septumarterie, der letztere geht in die Arteria vertebralis cerebralis über.

Die sieben cervicalen Segmentalarterien, von denen wieder die caudalste die Arteria axillaris entlässt, sind noch vorhanden und entspringen alle aus den paarigen Aorten. Sie zeigen die ersten Anfänge einer Längsanastomose zur Bildung der Arteria vertebralis cervicalis. Die hier beschriebenen Verhältnisse sind an der in Fig. 15 Taf. IV reproducirten Profilrekonstruktion zu ersehen.

Übersicht. In diesem Stadium sind drei vollkommene Aortenbogen, der dritte, vierte und sechste, vorhanden. Die Verlaufsart des sechsten Bogens ist dieselbe geblieben, während die des vierten sich verändert hat. Er ist wohl noch caudalkonvex ausgebogen, doch ganz unverhältnismäßig weniger als im Stadium X.

Die früher beschriebene Kommunikation zwischen dem vierten und sechsten Aortenbogen ist nun zu einem allerdings kurzen Rohr ausgezogen. Aus Gründen, die noch später namhaft gemacht werden sollen, halte ich dieses Gefäßstück für den bei dieser Species modificirten fünften Aortenbogen.

An der Aorta ventralis, jetzt schon als kurzes Anfangsstück der Carotis communis in ihrem proximalsten Abschnitt erkennbar, zeigt sich deutlich eine kurze Arteria lingualis.

Die dorsalen Abschnitte der ersten zwei Aortenbogen sind durch eine Längsanastomose mit einander in Verbindung getreten, welche schon ziemlich stark ist; damit ist die Übernahme des Gefäßbezirkes des ersten Aortenbogens von Seite des zweiten Bogens vorbereitet. Diese Thatsache lässt sich durch den Nachweis der Obliteration des ersten Bogens im nächsten Stadium nachweisen.

Stadium XII.

Die hierher gehörigen Embryonen besitzen eine größte Länge von ca. 7 mm.

Die Derivate der dritten und vierten Schlundspalte haben schon jeden Zusammenhang mit dem Pharynx verloren.

Die Linse besitzt nur noch einen ganz schmalen sichelförmigen Hohlraum hinter der Vorderfläche. Der Tractus opticus ist hohl, Pigment ist noch keines entwickelt. Im Gehirn macht sich die erste Andeutung einer Fissura chorioidea kenntlich.

Dieses Stadium repräsentirt in so fern eine wichtige Etappe im

Bildungsgänge des Aortensystems, als sich im Bereiche einer ganzen Reihe von Theilen desselben eine Rückbildung vollzieht.

Der Conus arteriosus ist nun schon fast vollkommen in die Arteria pulmonalis und in die Aorta geschieden.

Da sich eine bedeutende Differenz zwischen den beiden Seiten im Bereiche des Aortensystems bemerkbar macht, soll sowohl die rechte als auch die linke Seite für sich beschrieben werden.

Rechts entsteht aus dem Stamme der Arteria pulmonalis ein ziemlich starker sechster Aortenbogen, der kurz nach seinem Ursprung die starke rechte Lungenarterie entläßt, selbst aber damit fast vollkommen sein Lumen verliert. Verfolgt man dieses relativ dickwandige, mit einer äußerst feinen Lichtung versehene Gefäß dorsalwärts, so bildet es einen schwach nach oben konvexen Bogen; auf der Höhe des Bogens wird es an seiner caudalen Seite in der Richtung von vorn außen nach hinten innen vom Ramus recurrens vagi umgriffen. Kurz vor seinem Ende theilt sich das Gefäß in zwei Äste, die einige Schnitte von einander in die Aorta dorsalis münden. Dadurch kommt eine kleine Insel zu Stande.

Aus der ziemlich steil aufwärts ziehenden Arteria aorta ascendens entwickelt sich ein kurzer mächtiger Gefäßstamm, Arteria anonyma, der nach oben und rechts ziehend sich nach kurzem Verlauf in zwei Theile spaltet. Der eine lateralwärts ziehende Ast ist mit einem kleinen Lumen versehen und ziemlich dickwandig. Es ist dies der vierte in Rückbildung begriffene Aortenbogen, der sich dorsalwärts verlaufend bis in die Aorta dorsalis verfolgen läßt.

Die Aorta dorsalis ist über die Mündungsstelle des vierten Aortenbogens hinaus in cranialer Richtung noch ein Stück zu verfolgen. Ihr Lumen wird immer kleiner, schließlich bleibt nur ein dünner Strang, der sich durch einige Schnitte hindurch bis zum dritten Aortenbogen verfolgen läßt. Das zweite von der Arteria anonyma abgehende Gefäß ist als Arteria carotis communis aufzufassen. Diese ist in diesem Stadium noch sehr kurz; sie ist nur durch wenige Schnitte zu verfolgen und theilt sich hierauf in ein die Richtung des Stammes beibehaltendes ventrales und ein im Bogen dorsalwärts ziehendes Gefäß.

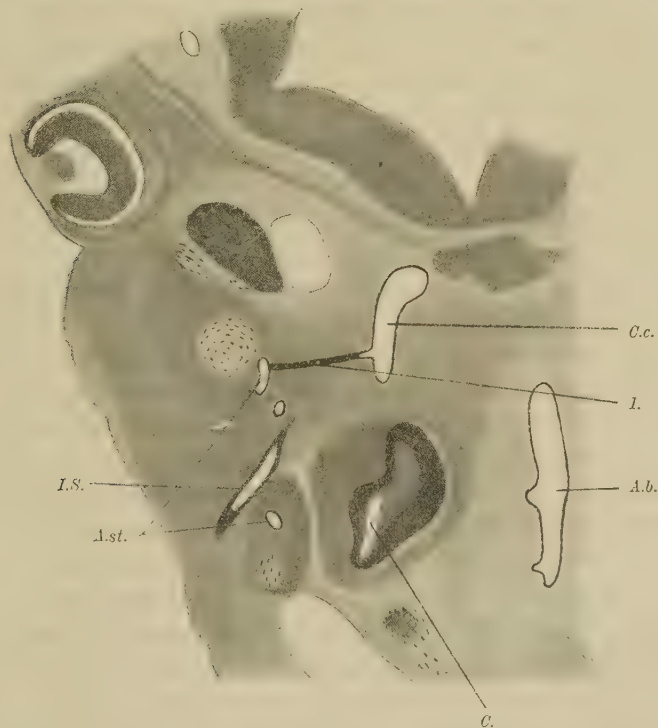
Letzteres gelangt bis zum Sympathicus und hängt hier durch das frühere beschriebene strangförmige Stück mit dem vierten Aortenbogen, respektive mit der Aorta dorsalis zusammen. Bis hierher ist das Gefäß dritter Aortenbogen, von hier an Aorta dorsalis.

Das ventrale Gefäß, Arteria carotis externa, zieht nun cranial-

wärts, entlässt die sich dem N. hypoglossus anschließende Arteria lingualis und biegt hierauf etwas lateralwärts gegen die Mandibula ab. Dort, wo das Gefäß in die Region des Facialis, von ihm lateralwärts umgriffen, gelangt, entlässt es, einen kurzen den Facialis ein Stück weit proximalwärts begleitenden Ast, um kurz darauf selbst zu verschwinden.

Das cranial von der Mündungsstelle des dritten Aortenbogens

Fig. 21.



Horizontalschnitt durch den ersten Aortenbogen im Stadium XII. Vergr. 50.
A.st Arteria stapedia, *A.b* Arteria basilaris, *C* Cochlea.
 Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

gelegene Stück der Aorta dorsalis zieht cranialwärts und entlässt noch unterhalb der Cochleaanlage das dorsale Anfangsstück des zweiten Aortenbogens.

Die Ursprungsstelle desselben liegt in diesem Stadium bedeutend tiefer caudal als früher.

Die Fortsetzung des Gefäßes zieht als Arteria stapedia cranial-

wärts, perforirt das jetzt distinkte, mit der Labyrinthanlage nirgends zusammenhängende Stapesblastem und gelangt über die hintere Ausbuchtung der ersten Schlundtasche nach vorn ziehend bis an den Trigemini. Hier angekommen, hängt das Gefäß durch einen deutlich unterscheidbaren Faden, der medialwärts zieht, mit der Aorta dorsalis resp. Carotis cerebralis wieder zusammen.

An dieser Stelle theilt sich nun die Arterie in drei Äste. Der zuerst abgehende, cranialwärts ziehende Ast gelangt an die laterale Seite des Trigemini, Ramus supraorbitalis; der zweite Ast folgt dem zweiten Trigeminiast gesichtswärts, Ramus infraorbitalis, während der dritte Ast dem N. mandibularis angeschlossen gegen den Unterkiefer zieht, Ramus mandibularis. Dieser Ast verhält sich sonst so wie im früheren Stadium.

Verfolgt man nun die Aorta dorsalis nach dem Abgange des zweiten Aortenbogens cranialwärts, so beschreibt sie eine Schlinge um die Crochleaanlage, biegt dann nach vorn und außen, um gegen die Region der Hypophysis zu gelangen.

Gerade an der Krümmungsstelle zeigt sie an ihrer lateralen Seite eine kurze blindsackartige Ausbuchtung ihrer Wand, die sofort ihre Lichtung verliert und sich in den schon erwähnten Faden fortsetzt, der lateralwärts ziehend, an der Stelle in die schon gebildete Arteria stapedia mündet, wo sich diese in ihre drei Endäste auftheilt.

Vorstehende Textfig. 21, welche durch die Kombination von vier auf einander folgenden Schnitten gewonnen ist, zeigt diesen Strang von seinem Anfang bis zum Ende.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieser Strang das obliterirte dorsale Anfangsstück des ersten Aortenbogens darstellt.

Linkerseits finden sich folgende Verhältnisse im Aortensystem.

Der sechste Aortenbogen bleibt auch nach Abgang der Lungenarterie ein mächtiges Gefäß, das dorsalwärts ziehend vom N. recurrens vagi umgriffen wird und in die Aorta dorsalis mündet. Eine Inselbildung an dieser Stelle konnte ich nicht konstatiren.

Die Aorta ascendens biegt im Ganzen nach links um und entlässt die Arteria carotis communis, zieht dann als vierter Aortenbogen dorsalwärts und mündet in die Aorta dorsalis.

Auch die linke Carotis communis ist, wenn auch länger als die rechte, noch relativ kurz.

Sie theilt sich wieder in einen ventralen Ast, Carotis externa und in einen dorsalen Ast, der bogenförmig nach hinten zieht, dritter Aortenbogen. Während aber rechts dieser Bogen nur mittels eines

Stranges dorsal mit dem vierten Bogen in Zusammenhang steht, ist auf der linken Seite das zwischem dem vierten und dem dritten Aortenbogen gelegene Stück der Aorta dorsalis noch offen. Das Lumen dieses Gefäßabschnittes verengert sich wohl nach aufwärts zusehend, aber es ist überall deutlich nachweisbar vorhanden (vgl. Fig. 22).

An der Mündungsstelle des dritten Aortenbogens entsteht ein kleines Gefäß, das dorsal von der Aorta cranialwärts zieht, hinter den N. sympaticus gelangt und sich in dieser Lage ein langes Stück aufwärts verfolgen lässt, bis es spurlos verschwindet. Ich kann mir die Morphologie dieses Gefäßes nicht erklären, es sei hier nur der Befund notirt.

Da sich der craniale Abschnitt des Aortensystems und seiner Derivate links so verhält wie rechts, kann von der Beschreibung dieser Verhältnisse Abstand genommen werden.

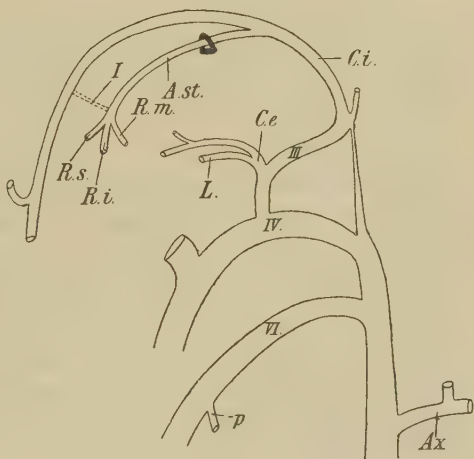
Die siebente Cervicalarterie, gekennzeichnet durch die Arteria axillaris, geht ein Stückchen oberhalb der Verbindungsstelle der beiden Aorten noch aus diesen selbst hervor. Alle darüber gelegenen

Segmentalarterien sind spurlos verschwunden. Die Längsanastomose ist zur Arteria vertebralis geworden, welche sich auch schon im Bereiche des Schädels mit der der anderen Seite zur Basilararterie vereint.

Übersicht. Rechterseits ist der Ductus Botalli in Rückbildung begriffen. Eben so verhält sich auf dieser Seite die Aorta dorsalis zwischen dem dritten und vierten Aortenbogen. Ob der die beschriebene Insel ventral abschließende Gefäßabschnitt den auf die Aorta dorsalis übergegangenen fünften Bogen darstellt, ist nicht zu entscheiden.

Arteria anonyma und Carotis communis sind schon vorhanden,

Fig. 22.



Schema zu Stadium XII.

A.st Arteria stapedia, *Ax* Arteria axillaris,
C.e Arteria carotis externa, *C.i* Arteria carotis interna.
 Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Schemen.

Letztere ist allerdings noch sehr kurz. Die Carotis externa entlässt die Arteria lingualis und zieht selbst noch ein Stück cranialwärts. Die Carotis interna ist noch dorsalwärts ausgebogen.

Der zweite Aortenbogen hat das Gefäßgebiet des ersten Bogens übernommen, letzterer ist strangförmig. Damit ist erst eine typische Arteria stapedia zur Entwicklung gelangt.

Die Carotis interna endet mit ihrem vorderen Aste als Arteria septi nasi.

Links ist der Ductus Botalli stark, das dorsale Verbindungsstück zwischen dem dritten und vierten Bogen ist noch wegsam.

Stadium XIII.

Die Embryonen dieser Entwicklungsperiode haben eine größte Länge von ca. 10 mm. Im Auge ist schon Pigment zur Ablagerung gekommen.

Da die Verhältnisse der Aorta und ihrer Stämme schon fast vollkommen denen des erwachsenen Thieres gleichen, soll auf dieselben nicht weiter eingegangen werden. Hervorgehoben sei nur die Kürze der Carotis communis. Die Arteria carotis externa entlässt als ersten Ast die Arteria lingualis, welche mit dem N. hypoglossus zungenwärts zieht. Sie selbst wendet sich aufwärts und nach außen. Dort, wo sie an ihrer lateralen Seite vom N. facialis gekreuzt wird, entlässt sie zwei Äste. Einer folgt, ganz schwach entwickelt, dem Facialis proximalwärts, während der andere stärkere mit diesem Nerven gesichtswärts verläuft (Arteria maxillaris externa).

Der Hauptstamm der Arterie zieht aufwärts und gelangt in die Region des Unterkiefers ziemlich nahe vor dem äußeren Gehörgang. Hier theilt sich die Arterie in einen cranialen Ast (Arteria temporalis ?) und in einen zweiten Ast, der den MECKEL'schen Knorpel an dessen lateralen Seite kreuzt und in den Ramus mandibularis der Arteria stapedia mündet (vgl. Taf. IV Fig. 16).

Die Arteria stapedia entspringt an normaler Stelle, zieht durch die Stapesanlage hindurch und erreicht den hinteren Rand des dritten Trigeminasastes.

Hier theilt sie sich in den Ramus supraorbitalis, infraorbitalis und mandibularis. Der supraorbitale Ast gelangt lateral vom Trigeminalganglion in die laterale Schädelwand. Der Ramus infraorbitalis folgt dem zweiten Trigeminasast gesichtswärts, der dritte Ast zieht

an der medialen Seite des N. mandibularis nach unten, umgeht dann diesen Nerven und zieht an seiner lateralen Seite weiter.

Noch medial vom Unterkiefernerve gelegen empfängt der Ramus mandibularis den vorhin beschriebenen Ramus anastomoticus von der Carotis externa.

Die Arteria carotis interna und die Arteria vertebralis verhalten sich schon so, wie am erwachsenen Thier.

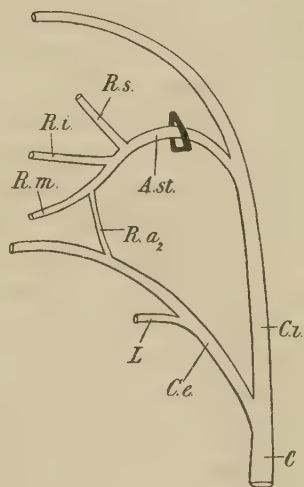
Die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sind in der in Fig. 16 Taf. IV abgebildeten Profilrekonstruktion wiedergegeben.

Übersicht. In diesem Stadium ist die Verästelung in der Carotis externa schon durchgeführt. Das Stück vom Ursprung der Carotis bis zur Abgabe des den Facialis proximalwärts begleitenden Astes ist Carotis ventralis bis zum zweiten Aortenbogen. Das darüber hinaus gehende Stück ist wahrscheinlich noch in seinem proximalen Theil direktes Derivat des ventralen Aortensystems, also ursprünglich Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Aortenbogen.

Die Arteria stapedia besteht aus dem dorsalen Antheil des zweiten Aortenbogens, aus dem Verbindungsstück zwischen dem ersten und zweiten Bogen. Im Bereiche des Ramus mandibularis ist noch das oberste medial vom Nerven gelagerte Stück erster Bogen.

In diesem Stadium ist es zur sekundären Anastomose zwischen dem Gebiete der Carotis ventralis und Carotis dorsalis auf dem Wege des Ramus anastomoticus gekommen.

Fig. 23.



Schema zu Stadium XIII.

- C Arteria carotis communis,
 R.a₂ Ramus anastomoticus zwischen Carotis externa und Art. stapedia.
 Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

In der folgenden Entwicklungsperiode wird dieser Ramus anastomoticus immer stärker und stärker, während das zwischen seiner Anschlussstelle und dem Ursprung des Ramus mandibularis gelegene Gefäßstück an Kaliber abnimmt. Schließlich geht dieses Stück vollständig zu Grunde, die Arteria alveolaris gehört jetzt zum Gebiete

der Carotis externa, die Arteria infraorbitalis zu dem der Carotis interna und damit sind die bleibenden Verhältnisse hergestellt.

Das Gefäßsystem verhält sich jetzt so wie bei der erwachsenen Ratte.

V. Zusammenfassung der Befunde an der Ratte.

Nachdem bisher an den einzelnen Stadien die Befunde, wie sie sich dargeboten haben, aufgenommen wurden, soll im Folgenden so kurz als möglich der Entwicklungsgang des arteriellen Gefäßsystems im Bereiche des Schädels und derjenigen Arterienabschnitte, welche einen Zusammenhang mit den Aortenbogen zeigen, besprochen werden. Hierbei möchte ich zuerst die Verhältnisse des Aortenbogensystems, dann die Entwicklungsgeschichte der Arteria stapedia, resp. die Entwicklung der Gesichtsarterien im Zusammenhange darstellen. Es wird sich auch Gelegenheit ergeben, Einiges über die Entwicklung der Arteria vertebralis und der Arteria lingualis bei der Ratte anzuführen. In wie weit diese Verhältnisse beim Menschen in Betracht kommen, soll später aus einander gesetzt werden, so weit mir dies bei dem beschränkten Material möglich ist.

Man kann in der Entwicklung des Aortenbogensystems zwei Etappen unterscheiden, welche von einander durch das Auftreten der Theilung im Conus arteriosus gegliedert sind: eine Etappe, welche bis zum Moment der Theilung reicht, und eine zweite, welche von hier bis zur kompletten Entwicklung der Aortenbogenderivate langt. Während im allerersten Stadium die Auftheilungsstelle des Conus arteriosus in eine rechte und in eine linke Hälfte in der Höhe der mittleren Schilddrüsenanlage gelagert ist, finden wir, dass entsprechend dem Fortgange der Entwicklung diese Auftheilungsstelle nicht nur in Beziehung zur vorderen Pharynxwand, sondern auch im Verhältnisse zu den Abgangsstellen der einzelnen Aortenbogen sich in craniocaudaler Richtung verschiebt. So liegt beispielsweise diese Theilungsstelle im Stadium II entsprechend dem zweiten Aortenbogen, im Stadium V entsprechend dem dritten Aortenbogen. Da um diese Zeit das Herz noch hoch oben liegt, zieht der Conus arteriosus, den Embryo aufrecht stehend gedacht, von vorn oben nach hinten unten. Die in einem solchen Stadium dorsalwärts und nach unten ziehenden hinteren Aortenbogen verhalten sich demnach derart, dass ihre vordere Ursprungsstelle cranial von ihrer hinteren Mündungsstelle gelegen ist. Mit dem Abwärtsrücken der Auftheilungsstelle bekommt zuerst der dritte, später der vierte Aortenbogen einen Verlauf, bei welchem

Ursprung und Endpunkt in derselben Horizontalen zu liegen scheinen. Mit dem Abwärtsrücken des Conus arteriosus geht gleichzeitig eine Unterbrechung im Bereiche der Cirkulation des ersten und zweiten Aortenbogens vor sich. Es soll hiermit aber keineswegs behauptet werden, dass sich diese beiden Vorgänge wie Ursache und Wirkung verhalten müssen. Bemerkt sei nur, dass die Unterbrechung im ersten Aortenbogen früher erfolgt, als die im zweiten. Das Abwärtsrücken der Theilungsstelle des Conus arteriosus findet bis zum Momente der Theilung dieses Gefäßabschnittes in die Arteria pulmonalis und in die Arteria aorta statt. Um diese Zeit zieht der dritte und vierte Aortenbogen in dorsocranialer Richtung, der sechste in querrer Richtung dorsalwärts. Mit dem Auftreten der Arteria aorta findet in so fern eine Veränderung im Situs der Aortenbogen statt, als die Ursprungsstelle der beiden letzten Bogen derart von einander rückt, dass der Anfangstheil des vierten Bogens in cranialer Richtung verschoben wird. Während früher die beiden Gefäße, wie beispielsweise in Fig. 9, unmittelbar über einander entsprangen, entsteht jetzt der vierte Bogen um die gesammte Länge der in diesem Stadium mächtig wachsenden Aorta ascendens höher oben (vgl. Fig. 10) als der sechste, welcher in der Höhe der Theilungsstelle bleibt. Durch diese Thatsache werden folgende Verhältnisse im Aortensystem geschaffen. Während früher die dorsale Mündungsstelle des vierten Bogens cranial von der ventralen Ursprungsstelle gelagert ist, finden wir jetzt gerade das umgekehrte Verhalten. Der früher in cranio-dorsaler Richtung verlaufende Bogen zieht jetzt, allerdings leicht geschlungen, in dorso-caudaler Richtung zur Aorta dorsalis. In wie weit diese Veränderung im Situs abhängig ist von dem Längenwachsthum der Aorta ascendens einerseits, andererseits von dem Tiefertreten der dorsalen Aorta im Ganzen, kann ich nicht entscheiden. Von diesem Processe der Lageveränderung ist der sechste Bogen während dieses Stadiums nicht mit betroffen; er bleibt während dieses Abschnittes der embryonalen Entwicklung an seiner Stelle. Ich glaube, dass dieses Verhalten darauf zurückzuführen ist, dass die Arteria pulmonalis sich nicht so wie die Arteria aorta cranialwärts verlängert. Diese Umlagerung im Bereiche der von der Aorta nun abgehenden Bogenelemente kennzeichnet den Übergang der frühembryonalen Verhältnisse in die bleibenden. Wir finden in diesem Stadium zum ersten Male das Prävaliren des linken vierten und linken sechsten Bogens und den Ansatz zur Bildung der Arteria anonyma. Gleichzeitig damit verengert sich auch das dorsale Verbindungsstück zwischen dem vierten

und dritten Bogen, womit ja die Umbildung des Carotidenbogens zur Carotis angebahnt erscheint.

Der ventrale, craniale Abschnitt des Aortensystems reicht auch nach Unterbrechung des Kreislaufes in den beiden oberen Aortenbogen bis in die Mandibularregion, was dadurch kenntlich wird, dass jenes Gefäßstück, welches vom dritten Aortenbogen aufwärts ziehend, als Aorta ventralis angesprochen werden muss, noch in der Höhe des Hyoidbogens einen dorsalwärts ziehenden Ast abgiebt, welcher den letzten ventralen Rest des zweiten Aortenbogens darstellt. Das Verbindungsstück zwischen Aortenbogen und Carotidenbogen ist lange Zeit sehr kurz, so dass die Theilung in Carotis interna und externa verhältnismäßig tief unten eintritt. Erst in einer späteren Embryonalperiode streckt sich dieses Gefäßstück vielleicht im Zusammenhang mit der gesammten Dislokation des Aortensystems nach abwärts und damit erst treten die Verhältnisse ein, wie sie am erwachsenen Thiere vorliegen.

Im Ganzen finden wir also im Bereiche der Wachstumsverschiebungen des Aortensystems, wie schon angeführt, zwei Etappen der topischen Umlagerung, von einander geschieden durch das Auftreten eines separirten Aorten- und Pulmonalisstückes. In dem ersten Abschnitt wandert der Conus arteriosus nach abwärts; damit ist eine relative Verlagerung der Aortenbogen verbunden. Im zweiten Abschnitt wandert der ventrale Theil des Aortensystems aufwärts, und es kommt abermals zur Verlagerung der Bogen. An diesem Prozesse ist die Pulmonalarterie und der sechste Bogen nicht betheiligt. Daran schließt sich erst das bekannte Abwärtswandern des Herzens und der großen Gefäße als dritte und letzte Phase.

Was nun das Auftreten der einzelnen Bogen anbelangt, so konnte ich beobachten, dass sie sich derart bilden, dass sowohl an der ventralen, als auch an der dorsalen Ursprungs- resp. Mündungsstelle des zukünftigen Bogens je ein Gefäßspröss entsteht, welche einander entgegenwachsen und später in Verbindung treten. Im Allgemeinen dürfte der ventrale Gefäßspröss früher auftreten, als der dorsale. Im Bereiche der Rückbildungserscheinungen an den Aortenbogen sind zwei Thatsachen zu beobachten, je nachdem es sich um eine frühzeitige oder erst spät eintretende Rückbildung handelt. Am ersten und zweiten Aortenbogen, wo diese Rückbildung sehr zeitlich eintritt, scheint sie sich derart zu vollziehen, dass die vorher vollständige Blutbahn sich in den rückzubildenden Abschnitten in Lakunen auflöst, welche dann nicht mehr bis in die permanenten Gefäßstücke

verfolgt werden können. Dort, wo die Rückbildung spät eintritt, wie beispielsweise am rechten sechsten oder vierten Bogen, ist eine deutliche Zunahme der Wanddicke zu konstatiren bei gleichzeitiger Abnahme der Lichtung. Das frühere Gefäßstück persistirt noch längere Zeit in Form eines fadenförmigen Gebildes, das erst später verschwindet.

Bevor ich auf die Bedeutung der beiden cranialen Bogen in Bezug auf den Ausbau bleibender Gefäßabschnitte eingehe, möchte ich noch den fünften Aortenbogen, so wie ich ihn bei der Ratte vorfand, besprechen. Dieser von VAN BEMMELN bei Sauriern zuerst gefundene, später von ZIMMERMANN am Menschen, am Schaf und am Kaninchen entdeckte fünfte Aortenbogen deckt sich hezüglich seiner Verlaufsrichtung bei der Ratte nicht mit den Verhältnissen, wie sie von ZIMMERMANN an den beiden citirten Formen dargestellt wurden. Gelegentlich der Demonstration einer Rekonstruktion des gesammten Gefäßsystems eines 7 mm langen menschlichen Embryos sagt ZIMMERMANN über diesen Bogen Folgendes: »Dieser Arterienbogen (vierter Aortenbogen) zeigt eine sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit. An der Grenze zwischen seinem ersten und zweiten Drittel geht von ihm caudalwärts ein an Stärke dem Hauptgefäße wenig nachstehender Ast ab, verläuft mit diesem parallel, um sich wiederum an der Grenze zwischen mittlerem und letztem Drittel mit ihm zu vereinigen. Diese Eigenthümlichkeit findet sich auf beiden Seiten. Es sind also an Stelle des eigentlichen Aortenbogens jederseits gewissermaßen zwei Arterienbogen vorhanden. Bedenkt man nun noch die That- sache, dass von der vierten entodermalen Tasche ein kleiner Epithelzapfen ausgeht und zwischen die beiden oben erwähnten Gefäßbogen hineinragt, so drängt sich Einem unwillkürlich die Vermuthung auf, dass es sich hier um einen zwischen Aorten- und Pulmonalisbogen gelegenen, bei Menschen und den Säugethieren noch nicht bekannten Aortenbogen handle.« In einer späteren Mittheilung über das Gefäßsystem dieses Embryo sagt ZIMMERMANN über den »eigentlichen Aortenbogen« (IV) Folgendes: »Derselbe theilte sich in zwei Äste, welche sich nach kurzem Verlauf wieder vereinigten, so dass an Stelle des einen Bogens gewissermaßen zwei vorhanden waren. Ich sprach damals die Vermuthung aus, dass es sich um einen zwischen Aorten- und Pulmonalisbogen gelegenen, beim Menschen und den Säugethieren noch nicht beschriebenen Kiemenarterienbogen handle, zumal von der vierten entodermalen Tasche aus ein Epithelzapfen zwischen die beiden oben erwähnten Gefäße hineinragte. Diese Ver-

muthung wurde bei mir zur Gewissheit, nachdem ich an der Schnittserie eines Kaninchen-Embryos von ungefähr dem elften Tag, welchen mir nebst vielen Andern Herr Professor RABL mit größter Liebenswürdigkeit zur Verfügung stellte, zwischen dem Aortenbogen und Pulmonalisbogen einen vollständigen, von diesen beiden annähernd gleich weit entfernten Kiemenarterienbogen gefunden habe. Derselbe geht vom Truncus arteriosus aus, als ein ziemlich dünnes Gefäß, erweitert sich allmählich, bis es schließlich halb so dick geworden ist, als der Pulmonalisbogen und mündet dann in die entsprechende Aorta dicht bei dem Pulmonalisbogen ein. Von dem Aortenbogen und dem Pulmonalisbogen ist er durch je eine deutlich erkennbare entodermale Tasche getrennt. Ich halte mich somit für berechtigt beim Menschen und dem Kaninchen im Ganzen sechs Kiemenarterienbogen und fünf entodermale Kiementaschen anzunehmen.« Bezüglich des Rückbildungsmodus dieses fünften Aortenbogens berichtet ZIMMERMANN in dem am X. internationalen Kongress zu Berlin gehaltenen Vortrag Folgendes: »Zunächst entsteht zwischen dem vierten und dem neuen fünften Bogen eine Anastomose. Dann trennt sich der Bogen vom Truncus und es obliterirt das distale, zwischen Anastomose und Aorta gelegene Bogenstück. Es bleibt höchstens noch zwischen dem vierten und sechsten Arterienbogen eine blind endigende spitze Aortenausbuchtung übrig, welche aber bald verschwindet. Es resultirt demnach eine Arterie, welche von dem vierten Bogen ausgeht und truncuswärts verläuft. Aber auch dieses Gefäß hat nur kurzen Bestand; es verschwindet schließlich spurlos.«

Währenddem sich meine Befunde über diesen Aortenbogen beim Menschen mit den Befunden ZIMMERMANN's am Kaninchen im großen Ganzen decken, konnte ich bei der Ratte bezüglich dieses Bogens keine Kongruenz der Befunde beobachten. Es spielt sich zwischen dem vierten und sechsten Aortenbogen ein Entwicklungsprocess ab, welcher von mir als analoge Bildung des fünften Aortenbogens beim Kaninchen und beim Menschen gedeutet wurde. Es tritt nämlich hier der vierte und der sechste Aortenbogen, wie schon gelegentlich der Stadienbesprechung beschrieben wurde, sekundär in Verbindung, doch weicht das dadurch entstandene Gefäß bedeutend von dem gewöhnlichen Verlaufe des fünften Aortenbogens ab. Wenn ich dennoch diese Verbindung mit dem fünften Aortenbogen beim Kaninchen und beim Menschen analogisire, so möchte ich dies mit Folgendem begründen: Ich fand, trotz genauer Beobachtung einer ganzen Serie von auf einander folgenden Stadien außer diesem kein anderes

Gefäß, das sich mit dem fünften Aortenbogen vergleichen ließe. Da wir aber bei der Ratte so gut wie bei allen andern Säugern einen fünften Aortenbogen postuliren müssen, glaubte ich mich berechtigt, diese Verbindung als ein Analogon des fünften Bogens anzusehen, und dieses um so mehr, als ja der fünfte Aortenbogen bezüglich Ursprung und Verlauf bei den einzelnen Species, ja bei den einzelnen Embryonen, beispielsweise beim Menschen, different zu sein scheint. Wie noch später gezeigt werden wird, verhält sich nämlich der fünfte Aortenbogen bei den beiden mir zur Verfügung stehenden menschlichen Embryonen nicht so, wie dies ZIMMERMANN von seinem menschlichen Embryo beschreibt, sondern beiläufig so, wie er es am Kaninchen-Embryo konstatirt hat. Derselbe geht nach Beschreibung ZIMMERMANN's beim Kaninchen vom Truncus arteriosus zur Aorta und endet dicht beim Pulmonalisbogen, während er beim Menschen vom vierten Bogen abgehend, zu diesem wieder zurückkehrt. Es wäre demnach möglich, dass außer diesen beiden Verlaufsrichtungen sich noch eine andere Form und zwar so wie bei der Ratte direkt vom vierten zum sechsten Bogen ziehend, findet. Allerdings möchte ich bemerken, dass es mir wenigstens an der Ratte nicht gelungen ist eine entodermale Ausstülpung, welche einer fünften Schlundtasche entsprechen könnte, zu konstatiren. Es scheint aber, als ob sich die vierte Schlundtasche dieser Thierspecies überhaupt in manchen Punkten von denen anderer Formen unterscheidet. ZUCKERKANDL schreibt in der demnächst erscheinenden Arbeit über diese Schlundtasche bei der Ratte Folgendes:

»Die vierte Tasche formt nach ihrer Abschnürung ein dickwandiges Bläschen, welches selbst nach der Verwachsung mit der mittleren Schilddrüse noch Spuren des Lumens eine kurze Zeit hindurch erkennen lässt. Sekundäre Epithelverdickungen, beziehungsweise divertikelartige Ausstülpungen, welche bei anderen Thieren zur Etablirung eines Epithelkörperchens der vierten Tasche Anlass bieten, fehlen bei der Ratte.«

Die Annahme, dass es sich hier um eine eigenthümliche Form eines fünften Bogens handelt, gewinnt meiner Meinung nach um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als ja dieser Bogen nicht nur sehr früh verschwindet, sondern sich auch sehr spät bildet. Während die andern Bogen vor der Theilung des Conus arteriosus in einen Pulmonalis- und Aortenabschnitt auftreten, entwickelt sich der fünfte Aortenbogen in allen von mir gesehenen Fällen und auch in dem von ZIMMERMANN beschriebenen Fall erst nach der Theilung des

Conus arteriosus. Es handelt sich also hier, wie es scheint, um einen in seinem Auftreten zeitlich verschobenen, bereits phylogenetisch frühzeitig rudimentär gewordenen Arterienabschnitt, der vielleicht gerade deshalb eine Reihe von Varianten zeigt, wie dies ja rudimentäre Organe oft zu zeigen pflegen. In Berücksichtigung aller dieser Umstände glaube ich mich berechtigt, dieses zwischen vierten und sechsten Bogen eingeschaltete Gefäßstück bei der Ratte als Analogon des fünften Aortenbogens betrachten zu dürfen. Die hierbei entstehenden inselförmigen Bildungen unterscheiden sich von den sonst bei der Stadienbeschreibung hervorgehobenen Inselbildungen vor Allem dadurch, dass es sich hier um die Kommunikation zweier Bogen in der Mitte ihres Verlaufes handelt, währenddem in allen übrigen Fällen solche Inseln nur an den Endpunkten der Arterienbogen beobachtet wurden. Ich möchte glauben, dass die letztere Form von Inselbildungen in einem gewissen Zusammenhange steht mit der Verschiebung einzelner Gefäßabschnitte an einander, dass sie also für den Mechanismus der relativen Gefäßverschiebung von Bedeutung sind.

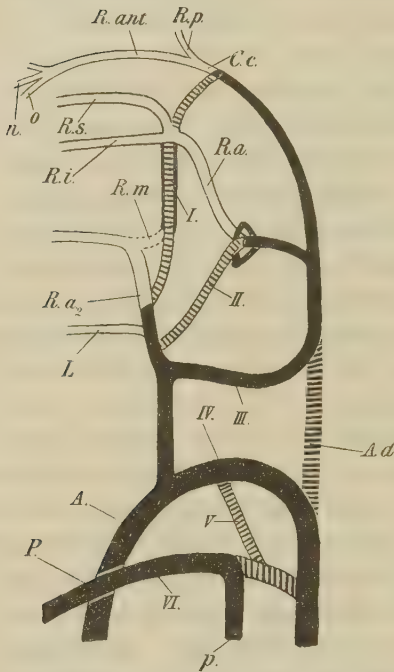
Was nun die Verhältnisse der zwei cranialen Aortenbogen, welche an dem Aufbau der Arteria stapedia beteiligt sind, anbelangt, so wäre darüber Folgendes zu sagen. Wie schon aus der Stadienbeschreibung hervorgeht, ist wenigstens bezüglich der Ratte die Annahme, dass diese beiden Bogen frühzeitig und spurlos zu Grunde gehen, gewiss nicht richtig, da ich nachweisen konnte, dass noch an einem Rattenembryo von ca. 7 mm (Stadium XII) der dorsale Abschnitt des ersten Aortenbogens in Form eines Fadens zu sehen ist. Sowohl der erste, als auch der zweite Aortenbogen werden allerdings frühzeitig beiläufig in der Mitte ihres Verlaufes unterbrochen. Der Vergleich der Pharynxform im oberen Abschnitte, entsprechend der ersten und der zweiten Schlundtasche, und im unteren Abschnitt, entsprechend der dritten und vierten Schlundtasche drängt dem Beschauer unwillkürlich den Gedanken auf, dass das Zugrundegehen des mittleren Theiles der beiden cranialen Aortenbogen in irgend welchem Zusammenhange mit der Ausgestaltung der cranialen Schlundabschnitte stehen müsse. Während die caudal gelegenen Aortenbogen in den tiefen, zwischen den Taschen gelegenen Rinnen vom Conus arteriosus zur Aorta dorsalis ziehend, lange Zeit persistent bleiben, verläuft der erste und der zweite Aortenbogen in einer lateral stark konvexen Krümmung um die Seitenkante des Pharynx. Gerade an dieser Stelle finden wir auch regelmäßig die Unterbrechung im Verlaufe

dieser Bogen. Es hat daher den Anschein, als ob der Verlauf dieser beiden Bogen bezüglich der Cirkulation ein besonders ungeeigneter wäre.

Die dorsal und die ventral von der Unterbrechungsstelle gelegenen Bogenabschnitte bleiben persistent. Sie sind während der ganzen Zeit charakterisirt durch ihr Verhältniß zu den beiden zugehörigen Schlundtaschen. Der zweite Aortenbogen bleibt lange Zeit ungetheilt, während sich am ersten Bogen kurze Zeit nach seiner Unterbrechung Astbildung geltend macht, welche die erste Etappe in der Entwicklung der Arteria stapedia darstellt. Es entsteht zuerst ein Zweig für den Oberkiefer, später ein solcher für die Orbitalregion, so dass nun der erste Aortenbogen sich in einen Ramus supraorbitalis, infraorbitalis und mandibularis auftheilt. Dabei bleibt der diesen drei Gefäßen gemeinsame Stamm nachweisbar immer das dorsale Stück des ersten Aortenbogens.

Der nächste Fortschritt im Aufbaue der Arteria stapedia kennzeichnet sich in der Weise, dass eine Längsanastomose zwischen erstem und zweiten Aortenbogen auftritt und dadurch der letztere das Gefäßgebiet des ersteren zu übernehmen beginnt. Ist diese Anastomose hinlänglich ausgebaut, so bildet sich das bis dahin persistente dorsale Stück des ersten Aortenbogens spurlos zurück und nun sind die Rami supraorbitalis, infraorbitalis und mandibularis Zweige eines Gefäßes, welches in seinem proximalen Abschnitte als dorsaler Theil des zweiten Aortenbogens, in seinem distalen Abschnitte als Längsanastomose zwischen erstem und zweitem Bogen zu bezeichnen ist. Da ich, wie dies aus der Stadienbeschreibung hervorgeht, nachweisen konnte, dass das Stapesblastem als ringförmige Zone an der Auftheilungsstelle des zweiten Aortenbogens entsteht, ist damit gleichzeitig sichergestellt, dass der Stapes dem Hyoidbogen angehört, wie schon vielfach, vor Allem von BROMAN, behauptet wurde. Die Grenze zwischen diesen beiden Gefäßabschnitten wird durch die Stapesanlage stigmatisirt. Eine große Zahl von Säugern behält diese Form des embryonalen Kreislaufes auch im erwachsenen Zustande. Bei der Ratte tritt eine Weiterbildung in folgender Weise ein: Es wurde schon früher erwähnt, dass das craniale Stück der Aorta ventralis bis in die Mandibularregion reicht. Es gliedert sich dieses Gefäßstück wieder durch den Abgang des ventralen Stückes des zweiten Aortenbogens in zwei Theile: einen proximalen d. i. Verbindungsstück zwischen drittem und zweitem Bogen und einen distalen d. i. Verbindungsstück zwischen erstem und zweitem Bogen. In wie weit nun die zwei Gefäßstücke am Aufbaue

Fig. 24.



Schema der Arterienentwicklung bei der Ratte.

Die persistenten Stücke des Aortenbogensystems sind schwarz, die zu Grunde gehenden unterbrochen gezeichnet. Die sekundären Gefäßabschnitte sind einfach kontourirt.

- | | | | |
|-----------------------|---|----------|-----------------------------|
| <i>I</i> | erster Aortenbogen. Der unterbrochene, aber stark kontourirte Theil des Gefäßes ist jener Abschnitt, der erst nach dem sekundären Anschluss der Carotis externa zu Grunde geht, | | |
| <i>II</i> | zweiter Aortenbogen, bis zum Stapes als proximaler Antheil der Art. stapedia persistent, | | |
| <i>III</i> | dritter Aortenbogen, proximaler Theil der Carotis interna, | | |
| <i>IV</i> | vierter Aortenbogen, links persistent, | | |
| <i>V</i> | fünfter Aortenbogen, | | |
| <i>VI</i> | sechster Aortenbogen, nur bis zum Abgang der Art. pulmonalis persistirend, | | |
| <i>A</i> | Aorta, | <i>o</i> | Art. ophthalmica, |
| <i>A.d</i> | Aorta dorsalis, | <i>P</i> | Trunc. pulmonalis, |
| <i>C.c</i> | Carotis cerebialis, | <i>p</i> | Arteria pulmonalis propria, |
| <i>L</i> | Arteria lingualis, | | |
| <i>n</i> | Arteria septi nasi, | | |
| <i>Ra</i> | Ramus anastomoticus zwischen dem ersten und zweiten Aortenbogen, Mittelstück der Arteria stapedia, | | |
| <i>Ra₂</i> | Ramus anastomoticus zwischen Arteria carotis externa und Ramus mandibularis, | | |
| <i>R.ant</i> | Ramus anterior der Carotis cerebialis, | | |
| <i>R.i</i> | Ramus infraorbitalis der Arteria stapedia, | | |
| <i>R.m</i> | Ramus mandibularis; der unterbrochene, stark kontourirte Abschnitt ist noch Derivat des ersten Bogens, der einfach punktirte ist ein neues Gefäßstück. Beide Theile gehen sekundär zu Grunde, | | |
| <i>R.p</i> | Ramus posterior der Carotis cerebialis, | | |
| <i>R.s</i> | Ramus supraorbitalis der Arteria stapedia. | | |

bleibender Verhältnisse betheiligt sind, konnte ich genau nicht feststellen, da eine Abgrenzung in cranialer Richtung durch den Abgang eines Aortenbogenrestes wie beim zweiten Bogen nicht vorhanden ist. Dieses obere Stück zeigt nun zwei wichtige Veränderungen: erstens entlässt es, und zwar ziemlich spät, die Arteria lingualis, zweitens wächst es in der Richtung gegen die dorsale Partie des Mandibularbogens weiter aus und anastomosirt dann sekundär mit dem Ramus mandibularis der um diese Zeit schon ausgebildeten Arteria stapedia. Dieser anastomosirende Ast zieht lateral um den MECKEL'schen Knorpel herum. Auf diese Weise ist dieser Ast und damit das Gefäßgebiet des Unterkiefers, jetzt aber sekundär wieder in den Bereich der Aorta ventralis gebracht. Das Stück des Ramus mandibularis, welches zwischen der Mündungsstelle des Ramus anastomoticus und der Ursprungsstelle des Ramus mandibularis liegt, bildet sich nun zurück und damit ist die Arteria mandibularis der Ratte dem Verbreitungsbezirke der Aorta ventralis resp. der Carotis externa einverleibt. Dieser Modus der Gefäßvertheilung deckt sich dann mit den Verhältnissen am erwachsenen Thier, an welchem die Arteria stapedia aus der Carotis interna kommend, den

Oberkiefer und die Orbitalregion, die Arteria carotis externa den Unterkiefer versorgt.

Die Arteria lingualis ist ein Gefäß sekundärer Natur. An seinem Aufbaue ist kein Stück des früheren Aortensystems theiligt. Das beigedruckte Schema soll die hier vorliegenden complicirten Verhältnisse nach Möglichkeit erläutern.

Durch den Nachweis der langen Persistenz des ersten Aortenbogens ist es auch möglich, eine genaue Abgrenzung der ursprünglichen Aorta dorsalis gegen die Carotis cerebralis festzustellen. Da der erste Aortenbogen cranial von der Labyrinthanlage entspringt, wäre demnach als Carotis cerebralis morphologisch richtig nur das Stück zu bezeichnen, das jenseits der Passage der Cochlea im Canalis caroticus gelegen ist. Die Carotis cerebralis theilt sich in einen Ramus anterior und posterior, von denen der letztere in Kommunikation mit der Vertebralis cerebralis tritt, während der erstere nach Abgabe der Arteria cerebri anterior und ophthalmica am Septum nasi endet. Wir finden also bezüglich des vorderen Endes der Carotis bei dieser Species dasselbe Verhalten, wie es GROSSER für die Chiropteren gefunden hat.

An dem Aufbaue der Arteria vertebralis sind bei der Ratte sieben cervicale Segmentarterien und die Hypoglossusarterie theiligt. Die siebente Cervicalarterie bildet gleichzeitig die Arteria axillaris. Die Hypoglossusarterie, welche zuerst die Arteria vertebralis cerebralis bildet, geht zu Grunde, während sich die Längsanastomose zwischen den einzelnen Cervicalarterien ausbildet. Es decken sich diesbezüglich die Verhältnisse bei der Ratte mit den von HOCSTETTER beim Kaninchen beschriebenen Verhältnissen. Bemerkenswerth ist hierbei die relative Verschiebung der Ursprünge der Segmentarterien gegenüber den Mündungsstellen der Aortenbogen. Während im Stadium V die Hypoglossusarterie noch entsprechend der Mündungsstelle des sechsten Aortenbogens ihren Ursprung nimmt, entsteht sie knapp vor ihrem Verschwinden im Stadium VIII gegenüber dem dritten Aortenbogen. Genau so verhält sich beispielsweise die erste Cervicalarterie, welche im Stadium V unterhalb der Mündung des sechsten Aortenbogens, im Stadium IX aber oberhalb des sechsten Aortenbogens aus der Aorta dorsalis hervorgeht.

Ob die oberhalb der Hypoglossusarterie entspringenden Arterien als Segmentarterien zu betrachten sind, und in wie weit sie für die Lehre von der Segmentation der Schädelbasis in Betracht kommen, kann ich vor der Hand nicht entscheiden.

VI. Stadienbeschreibung bei menschlichen Embryonen.

Während es mir möglich war, bei der Ratte sämtliche Stadien, welche für die Darstellung der Arterienverhältnisse im Bereiche des Kopfes nothwendig waren, zu erhalten und damit die Entwicklungsgeschichte dieses Gefäßabschnittes festzustellen, bin ich bezüglich des Menschen in Folge des Materialmangels angewiesen, nur einzelne Stadien aus diesem Entwicklungsgange zu beschreiben. Es ist wohl auch aus den mir zur Verfügung gestandenen Embryonen der Bildungsvorgang der Kopfarterien im großen Ganzen darstellbar, doch fehlt mir gerade das Stadium, in welchem der Anschluss der Derivate des ersten Bogens an den zweiten erfolgt.

Es sei gleich hier betont, dass an dem Aufbau des arteriellen Gefäßsystems des menschlichen Schädels wohl fast dieselben Gefäßelemente participiren, dass aber die Art und Weise doch eine bedeutend modificirte ist. Ich werde Gelegenheit nehmen, diese Umstände noch im Résumé ausführlicher aus einander zu setzen.

Da mir nicht Stadien, sondern nur einzelne Embryonen zur Verfügung stehen, sollen in Folgendem nur die einzelnen Embryonen beschrieben werden.

Die von mir untersuchten menschlichen Embryonen sind folgende:

1. Embryo I	größte Länge	2 mm	Dr. SCHLAGENHAUFER
2. Embryo II	»	5 »	»
3. Embryo III	»	ca. 7 »	Prof. Dr. RABL
4. Embryo La	»	ca. 9 »	»
5. Embryo KS	»	12 $\frac{1}{2}$ »	»
6. Embryo S ₂	»	14 $\frac{1}{2}$ »	»
7. Embryo VII	»	15 »	Prof. SCHAFFER
8. Embryo WR ₂	»	17 »	»
9. Embryo WR ₁	»	19 »	»
10. Embryo X	»	19 »	Dr. OTIS
11. Embryo T	»	23 »	»

Den Herren Prof. SCHAFFER und RABL, sowie den Herren Dr. OTIS und SCHLAGENHAUFER, welche mich in die Möglichkeit setzten, die geringe Zahl der dem Institute gehörigen Embryonen durch die gütige Überlassung ihres Materials bedeutend zu vergrößern, sage ich an dieser Stelle meinen besten Dank.

Embryo hum. I.

Der Embryo, der mir in eine Serie zerlegt, durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prosektor SCHLAGENHAUFER zur Verfügung stand, hat eine größte Länge von etwas über 2 mm.

Dieses Stadium charakterisirt sich kurz folgendermaßen: Die primäre Augenblasenausstülpung zeigt an ihrer Kuppe eine kleine Abflachung.

Die Gehörbläschen haben sich eben abgeschnürt. Es lässt sich noch deutlich ein Zellstrang nachweisen, der Gehörbläschen und äußere Oberfläche unter einander verbindet. Die vierte Schlundtasche ist eben im Entstehen begriffen, sie ist noch nicht deutlich abgegrenzt. Da aber oberhalb dieser seitlichen Pharynxausbuchtung typisch der dritte Aortenbogen verläuft, caudal von derselben das dorsale Anfangsstück des vierten Bogens erscheint, glaube ich mich berechtigt, diese seitliche Pharynxausstülpung als vierte Schlundtasche zu betrachten.

Die dritte, zweite und erste Schlundtasche sind gut entwickelt und ihre entodermale Auskleidung berührt das Ektoderm.

Der Conus arteriosus theilt sich in der Ebene des dritten Aortenbogens auf.

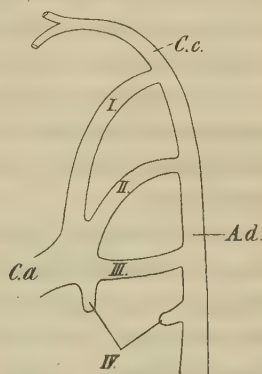
Nach unten zieht ein ganz kurzer Gefäßspröss als ventrales Anfangsstück des vierten Aortenbogens, dem aus der dorsalen Aorta ein ähnlicher Gefäßzapfen entgegenwächst. Ein verbindendes Mittelstück konnte ich nicht auffinden. Direkt dorsalwärts zieht der dritte Aortenbogen, der sehr stark entwickelt ist.

In cranialer Richtung verlassen die Auftheilungsstelle der erste und zweite Aortenbogen in Form eines allerdings ganz kurzen Truncus communis.

Beide Bogen verlaufen ziemlich steil cranialwärts, der erste noch mehr wie der zweite, sie umgreifen die zugehörigen Schlundtaschen und enden in der Aorta dorsalis. Diese zieht nun als Arteria carotis cerebialis im scharfen Bogen nach vorn und unten und theilt sich sofort in einen Ramus anterior und posterior.

Der erstere giebt zur primären Augenblase ein kleines Gefäß, die Arteria ophthalmica ab.

Fig. 25.



Schema des Embryo hum. I (von 2 mm Länge).

Bezeichnungen wie bei den früheren Schemen.

Übersicht. Dieser Embryo repräsentirt ein Stadium von drei vollständigen Aortenbogen und eben im Entstehen begriffenen vierten. Er entspricht ziemlich gut dem Stadium III bei der Ratte.

Embryo hum. II.

Dieser Embryo wurde mir von Herrn Prosektor SCHLAGENHAUFER mit geöffneter Eibläse in MÜLLER-Formol fixirt übergeben. Der innere Durchmesser der Eibläse betrug in Alkohol gemessen ca. 12 mm.

Der Embryo selbst hat eine größte Länge von 5 mm. Das Dotterbläschen war über die linke Seite des Embryo hinaufgeschlagen und deckte die Rautenhirnregion. Der Embryo, welcher sehr stark abgebogen war, zeigte an seiner linken vorderen Extremität einen Defekt und einen Riss in der linken Bauchgegend.

Er wurde gezeichnet und hierauf von mir in Paraffin in eine Schnittserie von 10 mm, beiläufig parallel der Decke des Rautenhirns geschnitten, zerlegt, die am Objektträger mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurde.

Der Embryo hat einen gut entwickelten Mandibularbogen, an dem ein kleiner Oberkieferfortsatz deutlich sichtbar war, den Hyoidbogen und so weit ich dies konstatiren konnte, einen Branchialbogen. An der Serie zeigt sich, dass der Embryo noch eine primäre Augenblase besitzt. Diese ist etwas abgeflacht, die epitheliale Schicht daselbst ist hoch. Am aufgelagerten Ektoderm macht sich ebenfalls schon eine deutliche Verdickung kenntlich. Die Gehörbläschen sind ungegliedert. Das Trachealrohr zeigt an seinem Ende eine Andeutung von symmetrischer Ausbuchtung.

Am Übergang der Trachea in den Pharynx erleidet die Achse des endothermalen Rohres eine ventralwärts gerichtete scharfe Knickung. Von hier an ist die Schlundachse nur leicht dorsal abgebogen.

Es sind vier Schlundtaschen deutlich ausgebildet (vgl. Taf. V Fig. 17). An den drei oberen berührt die entodermale Wand das Ektoderm der Schlundfurchen. Die Scheidung der einzelnen Schlundtaschen von einander zeigt in so fern Unterschiede, als der seitliche Pharynxkontour zwischen der vierten und dritten, eben so zwischen dieser und der zweiten Tasche einen deutlichen Einschnitt zeigt, während es zwischen den beiden cranialen Visceraltaschen nur zu einer leichten Einsattelung kommt. An der ventralen Seite des Schlundes sind die Einziehungen zwischen den einzelnen Taschen überall tief. Die erste Schlundtasche ragt auch am meisten über die dorsale Wand des

Pharynx hinaus. Die mittlere Schilddrüsenanlage hängt durch einen Stiel mit der vorderen Schlundwand zusammen.

Der noch einfache Conus arteriosus zieht bei aufrecht stehend gedachtem Embryo (vgl. Taf. V Fig. 17) schief nach oben und hinten und gelangt an seine Auftheilungsstelle vor dem Pharynx knapp unterhalb der mittleren Schilddrüsenanlage.

Hier theilt er sich in zwei symmetrische Hälften.

Am meisten in der Richtung des Conus zieht der dritte Aortenbogen, nach vorn das craniale Stück der Aorta ventralis, während der vierte und sechste Bogen in Form eines ganz kurzen Truncus communis schief nach hinten und oben ziehen. Der sechste Aortenbogen umgeht die vierte Schlundtasche caudal- und medialwärts, entlässt einen kleinen Gefäßstamm zur Trachealanlage und zieht dorsalwärts zur Aorta. An seiner Mündungsstelle findet sich beiderseits eine Inselbildung, welche dadurch zu Stande kommt, dass vom sechsten Bogen knapp vor der Mündung ein Theil cranialwärts ziehend gerade an der Mündungsstelle des vierten Bogens mündet (vgl. Taf. V Fig. 17).

Der vierte Aortenbogen entlässt kurz nach seinem Entstehen einen kleinen Ast gegen die laterale hinter dem Herzen gelegene Mesodermpartie, — ich habe dieses Gefäß des öftern auch bei der Ratte gesehen, — zieht über die vierte Schlundtasche hinweg und mündet knapp neben dem sechsten Bogen in die Aorta dorsalis. Er liegt in seinem Verlaufe tief zwischen der dritten und vierten Schlundtasche eingebettet. Der dritte Aortenbogen zieht zuerst nach außen, wendet sich dann schief nach oben und hinten und verläuft über die dritte Schlundtasche hinweg zur Aorta.

Während die bisher beschriebenen Aortenbogen mehr aus einer kesselartigen Erweiterung des Conus arteriosus entstehen, findet sich zwischen dem zweiten respektive ersten Aortenbogen und der Auftheilungsstelle des Conus ein ventrales Verbindungsstück, als cranialer Abschnitt einer Aorta ventralis. Dieses zieht zwischen mittlerer Schilddrüsenanlage und ventraler Ausbuchtung der zweiten Schlundtasche gelegen kopfwärts und entlässt oberhalb der letzteren den zweiten Aortenbogen.

Es gelangt hierauf als ventrales Verbindungsstück bis in die Mandibularregion, um hier in den ersten Bogen umzubiegen.

Der zweite Aortenbogen zieht entlang der ventralen Pharynxwand lateralwärts, umgreift den Schlund oberhalb der zweiten Tasche und mündet dann in die Aorta dorsalis. Er gelangt hierbei in seinem

Embryo hum. III.

Diesen Embryo verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. H. RABL. Der Embryo misst über die Konvexität gemessen 11 mm Scheitel-Steißlänge.

Er entspricht einem zwischen acht und neun der Hrs'schen Normentafel gelegenen Stadium und dürfte daher eine größte Länge von ca. 7 mm haben. Er ist sehr stark zusammengebogen, der Scheitel berührt fast die hintere Extremität und besitzt den Mandibular-, Hyoid- und den ersten Branchialbogen.

Es ist bereits eine sekundäre Augenblase vorhanden. Die Linseneinstülpung ist noch lateralwärts weit offen. Die Verhältnisse des Pharynx sind im Bereiche der Abschnitte, die hier in Betracht kommen, noch ähnlich wie bei dem Embryo II. Die vierte Schlundtasche ist caudalwärts ausgezogen und reicht bis an die laterale Seite des sechsten Aortenbogens.

Die Grenze zwischen den ersten beiden Taschen wird wieder nur durch eine seichte Einsattelung der lateralen Pharynxwand gegeben.

Während der Abfassung dieser Arbeit ist die Publikation von HAMMAR über die Entwicklung des Vorderdarms erschienen. An den beigegebenen nach Modellen angefertigten Zeichnungen sind die differenten Begrenzungsformen zwischen zweiter und dritter Schlundtasche einerseits, zwischen zweiter und erster andererseits sehr schön nachweisbar, so dass ich diesbezüglich auf diese Arbeit verweisen möchte.

Die mittlere Schilddrüsenanlage setzt sich wohl in einen ziemlich langen Gang fort, doch konnte ich einen Übergang desselben in den Schlund nicht konstatieren.

Der Conus arteriosus, der bei aufrecht stehendem Embryo etwas schief nach unten dorsalwärts zieht, ist bereits geteilt.

Die Arteria pulmonalis entlässt die beiden sechsten Aortenbogen, die gleich stark sind und je eine Lungenarterie abgeben.

Sie ziehen schief nach unten und hinten und münden in die dorsalen Aorten.

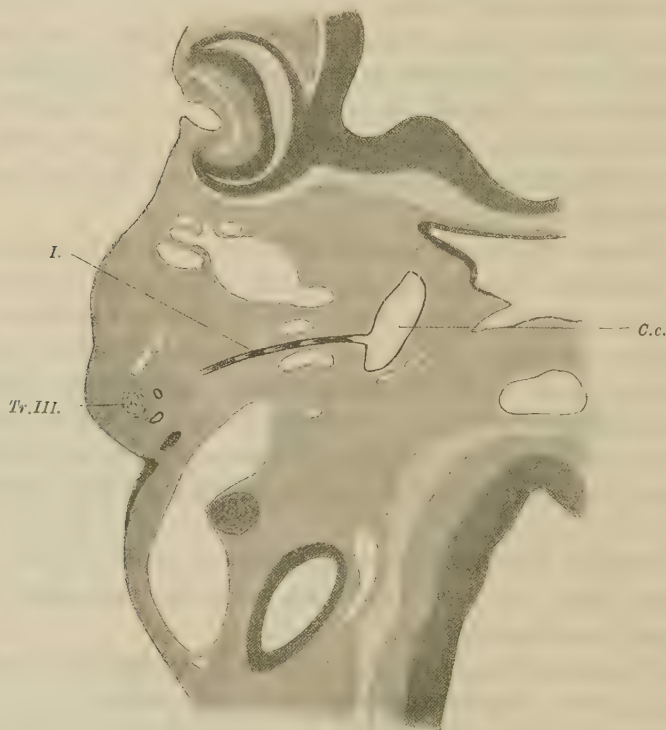
Auf der linken Seite entlässt nun der sechste Bogen knapp vor seinem dorsalen Ende eine schwache Arterie, die in lateral konvexer Krümmung nach vorn zieht und in die Aorta mündet. Es ist dies der fünfte Aortenbogen (vgl. Taf. V Fig. 18). Auf der rechten Seite konnte ich dieses Gefäß nicht zweifellos nachweisen.

Die Aorta steigt ein Stück cranialwärts und giebt die beiden

vierten Bogen ab, welche ein wenig nach hinten geneigt zur Aorta dorsalis ziehen.

Unmittelbar oberhalb des Abganges dieser Aortenbogen entsteht der Carotisbogen, während die Aorta ventralis ihre Richtung beibehält. Es kommt an der Abgangsstelle des dritten Bogens wieder zu einer Inselbildung, wie sie bei Ratten-Embryonen des öftern beobachtet wurde (vgl. Taf. V Fig. 18).

Fig. 27.



Schnitt durch den Abgang des ersten Aortenbogens bei Embryo hum. III.

Kombiniert aus mehreren Schnitten, Vergr. 50.

I erster Aortenbogen in Rückbildung, *C.c* Carotis cerebialis, *Tr.III* Trigeminusast.

Das craniale Stück der Aorta ventralis zieht nun aufwärts und gelangt durch den Hyoidbogen in die Mandibularregion. Hier biegt das Gefäß dorsalwärts ab und folgt dann dem Verlaufe des dritten Trigeminusastes, hinten und medial von ihm gelegen, proximalwärts bis in die Gegend vor der ersten Schlundspalte. Von hier sind wohl noch in Fortsetzung des Gefäßes lakunäre Bluträume gegen den Ober-

kieferfortsatz zu verfolgen, doch gelang es mir nicht, die Arterie zweifellos weiter zu verfolgen.

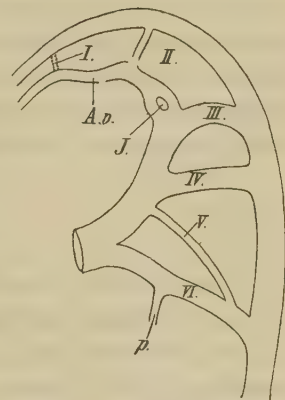
Die Aorta dorsalis giebt oberhalb der zweiten Schlundtasche den zweiten Aortenbogen ab. Dieser entspringt noch caudal vom Gehörbläschen, umgreift den Schlund, dem Facialis folgend, und gelangt an die ventrale Seite des Pharynx. Dieses Stück des zweiten Aortenbogens ist wohl mit dem von BROMAN als Arteria hyostapedialis bezeichneten Gefäß identisch. BROMAN hat einen etwas älteren Embryo (8,3 mm N.St.L.) untersucht. Die auf Taf. A Fig. 5 von BROMAN gegebene Abbildung deckt sich fast vollkommen mit der Textfig. 15 dieser Arbeit. Ich konnte eine unanfechtbare Mündung dieses Bogens in die Aorta ventralis nicht konstatiren; derselbe zieht wohl bis knapp an die Aorta und löst sich dort in einzelne Lakunen auf, ich möchte aber dennoch diese Frage in suppenso lassen.

Oberhalb der ersten Schlundtasche findet sich an der Aorta dorsalis, unmittelbar bevor sie als Carotis cerebralis medial und aufwärts biegt, folgende Erscheinung. An der lateralen Wand des Gefäßes erscheint eine auswärts gerichtete zipfelartige Ausbuchtung, welche ein deutliches Lumen zeigt. Dieses verschwindet sofort wieder, und es ist auf eine kurze Strecke nur ein feiner Faden sichtbar, den man bis in die Gegend des dritten Trigeminusastes, also bis an das craniale Ende des ventralen Gefäßstammes verfolgen kann.

Stellenweise findet sich statt des Fadens ein kleines mit einigen Blutkörperchen gefülltes Lumen. Ich möchte es dahingestellt sein lassen, ob es sich nur um ein stellenweise äußerst kontrahirtes Gefäß oder um ein solches in Rückbildung handelt.

Die Stelle des Abganges aber (vgl. Textfig. 27), Verlaufsrichtung und Ende des Gefäßes lassen es kaum zweifelhaft erscheinen, dass es sich hier um das dorsale Stück des ersten Aortenbogens handelt, wenigstens lehrt dies der Vergleich mit der Ratte (vgl. Textfig. 21). Die Carotis cerebralis geht mit ihrem Ramus posterior in die Arteria

Fig. 28.



Schema zum Embryo hum. III von 7 mm Länge.

- I erster Aortenbogen (punktirt) in Rückbildung,
- II zweiter Aortenbogen unterbrochen,
- III—VI dritter bis sechster Aortenbogen,
- A.v Aorta ventralis,
- J Insel.

vertebralis cerebralis über, während der Ramus anterior die Arteria ophthalmica entlässt und an der Basis des Prosencephalon nach vorn zieht.

Die Hypoglossusarterie entspringt zwischen dem vierten und sechsten Bogen aus der Aorta dorsalis, ist sehr mächtig und communicirt als Vertebralis cerebralis mit der Carotis.

Die erste Segmentarterie, welche unterhalb der Mündung des sechsten Aortenbogens entsteht, zieht mit dem ersten N. spinalis. Dieser besitzt kein Ganglion intervertebrale.

Übersicht. Dieser Embryo hat sechs Aortenbogen. Der fünfte Aortenbogen zieht vom Pulmonalisbogen zum Aortentruncus; der Conus arteriosus ist schon in Theilung begriffen. Die Verbindung der Aorta ventralis mit der dorsalis ist im Bereiche des ersten Bogens, welcher schon fadenförmig ist, unterbrochen, in dem des zweiten eben im Stadium der Unterbrechung. An der Ursprungsstelle des dritten Bogens ist es wieder zur Inselbildung gekommen.

Embryo hum. IV.

Dieser Embryo (La) hat eine größte Länge von 9 mm und gleicht so ziemlich dem in der His'schen Normentafel angeführten Stadium X.

Er hat schon ein deutliches Riechgrübchen und einen gut entwickelten Oberkieferfortsatz.

Leider ist die Region oberhalb der zweiten Schlundtasche so blutleer und schlecht erhalten, dass es mir ganz unmöglich war, hier Arterien verfolgen zu können. Wenn ich diesen Embryo dennoch hier aufgenommen habe, so geschah das wegen der Verhältnisse an den unteren Aortenbogen.

Die Arteria pulmonalis theilt sich in die beiden sechsten Aortenbogen, von denen sich der rechte schon im Stadium der Rückbildung befindet. Er hat ein bedeutend kleineres Lumen als der linke. Kurz nach dem Entstehen entlässt jeder sechste Bogen die Lungenarterie, um darauf in einer Krümmung nach außen dorsalwärts zur Aorta zu ziehen. Vor der Mündung empfängt der linke Pulmonalisbogen den fünften Aortenbogen. Dieser entsteht aus der Aorta, unmittelbar bevor diese den vierten Bogen abgibt, biegt scharf nach außen und wendet sich hierauf dorsalwärts. Er nähert sich hierbei dem sechsten Bogen, mit dem er vor seiner Mündung ein Stück weit fast parallel verläuft. Zwischen dem fünften und sechsten Aortenbogen ist am Modell von außen her ein Stück der vierten Schlund-

tasche deutlich sichtbar (vgl. Taf. V Fig. 19). Am Schnitt liegt das Lumen dieses Stückes zwischen den beiden Bogen (vgl. Taf. V Fig. 20).

Der vierte und der dritte Aortenbogen, welche fast an derselben Stelle aus der Aorta entspringen, ziehen in einer schwachen lateralwärts gerichteten Kurve dorsalwärts. Zwischen ihnen liegt die dritte Schlundtasche, die schmal ausgezogen erscheint. An dem abgebildeten Schnitte ist gerade noch ihr ventrales Ende getroffen. An der Ursprungsstelle des dritten Aortenbogens entsteht ein ventrales Gefäß, das bis in den Hyoidbogen verfolgbar ist. Es zieht hierbei zuerst ein wenig aufwärts später stark lateralwärts. Über den Hyoidbogen hinaus konnte ich das Gefäß nicht verfolgen.

Die Aorta dorsalis entlässt oberhalb der zweiten Schlundtasche das dorsale Stück des zweiten Aortenbogens, das bis an die laterale Schlundkante zu verfolgen ist. Da wie im früheren Stadium hier der Pharynx sehr breit ist, muss das Gefäß stark lateralwärts ziehen. Die Carotis cerebralis theilt sich wie normal. Ihr vorderer Ast, der die Arteria ophthalmica entlässt, ist bis an den mittleren Stirnfortsatz zu verfolgen. Der hintere Ast bildet mit der ersten Cervicalarterie die Arteria vertebralis cervicalis. Die beiden Vertebralarterien sind schon zur unpaaren Arteria basilaris verbunden.

Die Hypoglossusarterie ist verschwunden; die erste Segmentalarterie entspringt an der Mündung des vierten Aortenbogens, die zweite knapp unterhalb der des sechsten. Die unpaaren Aorten vereinigen sich erst unterhalb der Ursprungsstelle der siebenten Cervicalarterie, in der Höhe der ersten Thoracalarterie.

Die nun folgenden drei Embryonen zeigen trotz ihrer differenten Länge fast genau dieselbe Entwicklungsstufe der Gefäßentwicklung.

Embryo hum. V.

Der Embryo (KS) hat eine größte Länge von $12\frac{1}{2}$ mm. Er ist bezüglich seiner Gefäßentwicklung fast genau so weit vorgeschritten wie der später zu beschreibende Embryo S2 und der Embryo des Herrn Prof. SCHAFFER, trotzdem ersterer $14\frac{1}{2}$, letzterer 15 mm größte Länge hat. Der sechste Aortenbogen ist rechterseits nach Abgabe der Arteria pulmonalis schon verschwunden. Links ist der Ductus Botalli mächtig entwickelt.

Das aufsteigende Stück der Aorta ist schon ziemlich lang und biegt in den vierten linken Aortenbogen ab, während der rechte

vierte Bogen und die cranial von ihm gelegenen Aortenabschnitte schon in Form eines *Truncus communis*, also als *Arteria anonyma* abgehen. Der linke vierte Aortenbogen setzt sich als starkes Gefäß in die *Aorta descendens* fort, während der rechte und das anschließende Stück der *Aorta dorsalis dextra* ein kleines Lumen zeigt. Dieses wird nach Abgabe der *Arteria axillaris* noch bedeutend geringer. Die *Aorta dorsalis* lässt sich aber bis zu ihrer Vereinigung mit der linken *Aorta* verfolgen. Stellenweise ist statt eines Gefäßes nur ein lumenloser Strang zu sehen.

Die Übergangsstelle des vierten Bogens in die *Aorta dorsalis* ist beiderseits durch einen aufwärts ziehenden, später strangförmig sich umwandelnden Gefäßspross gekennzeichnet. Dieses ist das dorsale rudimentäre Verbindungsstück zwischen dem dritten und vierten Bogen. Die *Arteria carotis communis* ist beiderseits noch verhältnismäßig kurz und theilt sich in die *Carotis externa* und *interna*.

Die *Carotis externa* entlässt zuerst einen Ast, der sich medialwärts wendet und dann mit dem *N. hypoglossus* parallel verlaufend zungenwärts zieht, *Arteria lingualis*. Der Stamm der *Carotis* biegt lateralwärts und gelangt in die *Mandibularregion*. Die *Arteria carotis interna* entlässt unter der Labyrinthanlage die *Arteria stapedia*. Sie zieht als starkes Gefäß zuerst ein Stück aufwärts, dann nach außen und perforirt das *Stapesblastem* (vgl. Taf. V Fig. 21). Nach der Passage desselben richtet die Arterie ihren Lauf nach vorn und theilt sich in zwei Äste. Der eine zieht im Bogen nach oben und außen lateral vom *Trigeminusganglion* vorbei gegen die *Orbitalregion*, *Ramus supraorbitalis*. Der zweite Ast folgt zunächst ein Stück dem dritten *Trigeminusaste* distalwärts und gabelt sich dann in zwei Zweige. Der eine schwächere kreuzt den *N. mandibularis* an dessen medialer Seite und erreicht den zweiten *Trigeminusast*, an dem entlang er nur ein kurzes Stück distalwärts zu verfolgen ist, *Ramus infraorbitalis*, während der andere dem *N. mandibularis* folgend in die *Unterkieferanlage* zieht, *Ramus mandibularis*.

Die in Fig. 21 Taf. V wiedergegebene *Sagittalrekonstruktion* dieses Embryos demonstirt die beschriebenen Verhältnisse.

Embryo hum. VI.

Dieser Embryo (S2) hat eine größte Länge von 14,5 mm und gleicht beiläufig dem Stadium 16 der His'schen Normentafel. Wie schon erwähnt, ist er bezüglich seiner Gefäßverhältnisse dem Em-

bryo KS sehr ähnlich. Es sollen daher hier nur die wichtigsten Eigenthümlichkeiten genauer besprochen werden.

Die Aorta thoracalis entlässt am oberen Rande der dritten Rippe nach rechts ein feines Gefäß, das schon am zweitnächsten Schnitt fast vollkommen lumenlos wird. Verfolgt man dieses feine Gefäß cranialwärts, so sieht man, dass Stellen mit ganz feinem Lumen mit solchen ohne Lichtung abwechseln. An solchen soliden Stellen gleicht das ganze Gebilde am Querschnitte einer soliden Epithelanhäufung. Die Aorta und der besprochene Gefäßrest, denn als solcher muss dieses Gebilde angesehen werden, divergiren nach oben.

Im Bereiche des ersten Brustsegmentes erweitert sich der Gefäßrest plötzlich. Beim Verfolgen der Serie sieht man, dass hier ein blindsackartiger Gefäßrest vorhanden ist, der durch den beschriebenen Strang mit der Aorta thoracica zusammenhängt.

Schon nach einigen Schnitten theilt sich das Gefäß in zwei Stämme, von denen der eine lateralwärts zieht, während der andere cranialwärts verläuft.

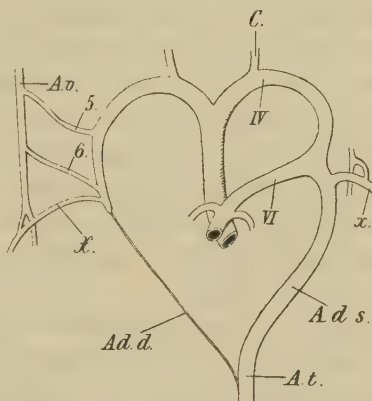
Der lateralwärts ziehende Ast ist die siebente segmentale Arterie, welche sich nach kurzer Zeit in die Arteria vertebralis und in die Arterie der vorderen Extremität theilt.

Die Arteria vertebralis zieht nach hinten und spaltet sich in einen aufsteigenden und in einen absteigenden Schenkel; der letztere lässt sich nur ein kurzes Stück verfolgen.

Der aufsteigende Vertebralisantheil tritt in den Querfortsatz der sechsten Wirbelanlage.

Der aus dem blindsackartigen Ende entstehende cranialwärts verlaufende Ast theilt sich kurz nach seinem Entstehen wieder in zwei Abschnitte, von denen der eine die Richtung beibehaltend schädelwärts verläuft, während der andere sich dorsalwärts wendet,

Fig. 29.



Schema zum Embryo hum. VI von 14,5 mm Länge.

A.d.s Aorta dorsalis sinistralis,

A.d.d Aorta dorsalis dextra,

A.t Aorta thoracica,

A.v Arteria vertebralis,

C Arteria carotis communis,

x Arteria axillaris,

5, 6 fünfte und sechste Cervicalarterie.

zur Arteria vertebralis gelangt und in diese vor dem Eintritt in den Querfortsatz der fünften Wirbelanlage einmündet.

Dieser Gefäßabschnitt repräsentirt somit das proximale Stück der sechsten Segmentalarterie.

Der cranialwärts ziehende vorhin erwähnte Ast biegt nun nach einer längeren Strecke medialwärts und mündet in den Arcus aortae. Vor der Mündung entlässt er noch die Arteria carotis communis dextra.

Gerade an der Stelle, wo die Arterie medialwärts abbiegt, entsteht aus ihr ein starker Ast, der zuerst in seiner Hauptrichtung dorsalwärts zieht und hierbei eine schwache Krümmung caudalwärts, dann aber eine solche cranialwärts beschreibt und in die Arteria vertebralis mündet, bevor diese in den Querfortsatz der vierten Wirbelanlage tritt. Dieser Ast ist die persistente fünfte Segmentalarterie. Es hat demnach in diesem Falle die Arteria vertebralis drei Wurzeln, eine normale, gebildet von der siebenten Segmentalarterie und zwei abnormale, von der persistirenden sechsten und fünften Segmentalarterie hergestellte.

Der vertikale Schenkel, der sich aus dem Blindsack entwickelt, ist das offen gebliebene Stück der rechten Aorta dorsalis, der vorhin beschriebene Strang die obliterirte Partie dieser Arterie. Die beschriebenen Verhältnisse sind in der Textfig. 29 schematisch wiedergegeben.

Die Carotis communis eben so die Carotis externa und interna verhalten sich wie früher.

Die Arteria stapedia zieht als mächtiges Gefäß durch die Stapesanlage nach vorn, entlässt den Ramus supraorbitalis und zieht hinter dem dritten Trigeminusaste ein Stück weit abwärts.

Sie theilt sich dann folgendermaßen: Ein Ast zieht medial vom N. mandibularis vorüber, gelangt an den N. infraorbitalis und begleitet diesen.

Ein zweiter Ast, genau an derselben Stelle entstehend, umgreift den N. mandibularis an dessen lateraler Seite und ist jenseits des Nerven nicht mehr verfolgbar.

Der Hauptstamm bleibt beim Nerven und zieht mit diesem distalwärts.

Dort, wo sich der Nerv an die mediale Seite des MECKEL'schen Knorpels schiebt, sieht man von der Arterie einen Ast abgehen, der über die Knorpelspange hinweg an die laterale Seite desselben gelangt. Hier verschwindet das Gefäß. Man sieht nur noch eine Reihe von Lumina, welche sich bis gegen den lateralen Ast der Carotis externa

verfolgen lassen. Das Vorhandensein eines selbständigen, Carotis externa und Ramus mandibularis verbindenden, Gefäßes konnte ich nicht einwandsfrei nachweisen.

Der Gehirnkreislauf ist so gestaltet wie beim Embryo K.S.

Embryo hum. VII.

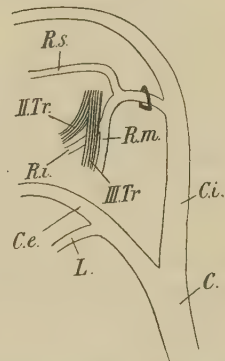
Dieser Embryo, den ich dem Entgegenkommen des Herrn Prof. SCHAFFER verdanke, hat eine größte Länge von 15 mm. Er entspricht dem Stadium 17 der HIS'schen Normentafel ziemlich genau. Der rechte sechste Aortenbogen ist verschwunden, der linke ist stark. Der rechte vierte Bogen, respektive die Aorta dorsalis dieser Seite, lässt sich bis zur Vereinigung mit der linken Aorta verfolgen. Bis zum Abgange der Arteria axillaris ist das Gefäß ziemlich stark, von hier an ist seine Lichtung wohl gering aber deutlich vorhanden.

Die Vereinigungsstelle der beiden Aorten liegt am zweiten Thorakalwirbel. Die rechte Arteria axillaris entlässt die Arteria vertebralis. Diese empfängt von der Aorta so ähnlich wie im Embryo S2 noch eine zweite höher oben aus der Aorta abgehende Wurzel in Form der persistenten sechsten Cervicalarterie. Die verhältnismäßig noch kurze Carotis communis zeigt linkerseits wieder eine Besonderheit in Form einer Inselbildung. Die Carotis spaltet sich an normaler Stelle in die Carotis externa und interna. Die beiden Gefäße liegen vor einander, die Carotis interna dorsal, die externa ventral.

So kann man die beiden Gefäße durch zwölf Schnitte, jeder 15 μ dick, cranialwärts verfolgen. Hier fließen die beiden Lumina wieder in einander, bilden durch drei Schnitte ein Gefäßlumen, um sich hierauf wieder zu trennen. Gerade an der Vereinigungsstelle geht die Arteria lingualis ab. Die übrigen Gefäßverhältnisse sind den bei Embryo S2 beschriebenen so ähnlich, dass eine weitere Beschreibung überflüssig erscheint.

Da die drei Embryonen V, VI und VII so ziemlich einem

Fig. 30.



Schema zu den menschl. Embryonen V, VI und VII von 12,5, 14,5 und 15 mm Länge.

- II.Tr. zweiter Trigeminasast,
- III.Tr. dritter Trigeminasast,
- C. Carotis communis,
- C.e. Carotis externa,
- C.i. Carotis interna,
- L. Arteria lingualis,
- R.i. Ramus infraorbitalis,
- R.m. Ramus mandibularis,
- R.s. Ramus supraorbitalis.

Stadium entsprechen, wurde für alle drei nur ein Schema (Fig. 30) angefertigt.

Übersicht. In diesem Stadium findet man die Rückbildung des vierten und sechsten rechten Aortenbogens. Die Carotis communis ist ebenfalls schon entwickelt.

Die Arteria stapedia zeigt drei Äste. Der Ramus infraorbitalis zieht medial vom dritten Trigeminusast nach vorn. Die Verbindung des Ramus mandibularis mit der Carotis externa ist schon angebahnt.

Embryo hum. VIII.

Der Embryo (WR 2) hat eine größte Länge von 17 mm und gleicht dem Stadium 19 der His'schen Normentafel.

Da im Bereiche der Aorta, der Subclavia und der gemeinsamen Carotiden schon die stabilen Verhältnisse eingetreten sind, soll von der Beschreibung derselben bei diesem und allen folgenden Embryonen abgesehen werden. Die Carotis communis theilt sich wie am Erwachsenen in die Carotis interna und externa.

Die letztere entlässt die Arteria thyreoidea, lingualis und maxillaris externa und gelangt in die Regio retromandibularis. Hier kommt die Arterie knapp vor den in diesem Stadium schon entwickelten Meatus auditorius externus zu liegen, biegt nach vorn und innen und kreuzt den MECKEL'schen Knorpel an dessen lateraler Seite. Hinter der Kreuzung mündet das Gefäß in den Ramus mandibularis der Arteria stapedia, Ramus anastomoticus (*Ra₂* Fig. 31).

Die Arteria carotis interna entlässt in der Paukenhöhle die Arteria stapedia und biegt hierauf medial und nach vorn, um in die Region der Hypophyse zu gelangen.

Die Arteria stapedia durchbohrt kurz nach ihrem Ursprung die Stapesanlage, zieht unter dem Facialis durch und theilt sich bald darauf in einen oberen und in einen unteren Ast. Ersterer zieht als Ramus supraorbitalis lateral vom Trigeminusganglion gegen die Orbitalregion, letzterer folgt an der medialen hinteren Seite des dritten Trigeminusastes gelegen diesem ein Stück weit abwärts und theilt sich hierauf gerade an der Kommunikationsstelle mit der Arteria carotis externa folgendermaßen:

1) Ein Ast zieht medial vom dritten Trigeminusaste vorbei zum zweiten Trigeminusast und begleitet diesen als Ramus infraorbitalis.

2) Ein Ast umgreift den dritten Ast des Quintus an seiner lateralen Seite und endet nach ganz kurzem Verlaufe nach vorn.

3) Die Fortsetzung des Stammes bleibt dem Nervus mandibularis angeschlossen und zieht mit ihm oralwärts.

Die Arteria stapedia ist in diesem Stadium noch gut entwickelt.

Während linkerseits die Arteria stapedia durch den Stapes zieht, findet sich rechts folgendes Verhältniss: Bevor die Arterie an die Stapesanlage herantritt, theilt sie sich in zwei ungleich starke Äste, von denen der schwächere zwischen den Steigbügelschenkeln durchtritt, während der stärkere Ast den vorderen Stapesschenkel nach vorn umgeht, um sich hierauf wieder sofort mit dem perforirenden Theile der Arterie zu verbinden. Es steckt also in diesem Falle das vordere Crus stapediale in einer Insel der Arteria stapedia. Ich habe wohl Andeutungen eines solchen Verhältnisses auch anderweitig zu Gesicht bekommen, aber es sonst nirgends so klar ausgebildet gefunden.

Übersicht (Fig. 31). Der Anschluss der Arteria carotis externa an den Unterkieferast der Arteria stapedia ist schon erfolgt.

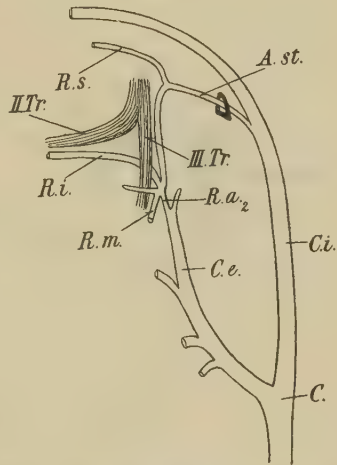
Eben so ist die Inselbildung um den dritten Trigeminusast bereits eingeleitet, da schon lateral vom Nerven ein Ast deutlich verfolgbar ist.

Embryo hum. IX und X.

Da diese beiden Embryonen einander fast vollkommen gleichen, kann für beide eine Beschreibung gelten. Beide Embryonen haben eine größte Länge von 19 mm, der eine (RWR 1) ist horizontal, der andere, den mir Herr Dr. OTIS liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte, sagittal geschnitten. Die Arteria carotis externa entlässt die Arteria thyreoidea, lingualis und maxillaris externa, zieht nach aufwärts und erreicht über die laterale Seite des MECKEL'schen Knorpels hinweg die Arteria stapedia.

Die Carotis interna giebt die Arteria stapedia ab, welche nach

Fig. 31.



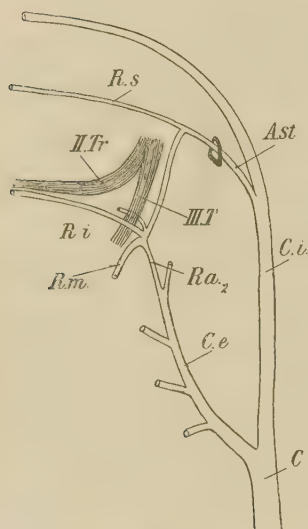
Schema zum Embryo hum. VIII von 17 mm Länge.

Ra₂ Ramus anastomoticus zwischen der Arteria carotis externa und dem Ramus mandibularis der Arteria stapedia.

Die übrigen Bezeichnungen wie in den früheren Schemen.

der Passage des Stapes unter dem Facialis nach vorn zieht. Die Arterie entlässt zuerst einen typischen Ramus supraorbitalis, biegt dann nach abwärts und gelangt an die hintere mediale Seite des dritten

Fig. 32.



Schema zu den menschlichen Embryonen
IX und X von 19 mm Länge.
Bezeichnungen wie früher.

Trigeminusastes. Hier anastomosirt sie mit der Carotis externa und theilt sich an eben dieser Stelle folgendermaßen: Ein kurzer Ast gelangt medial vom N. mandibularis nach vorn und verschwindet sofort; ein zweiter Ast kreuzt diesen Nerven an dessen lateraler Seite, gesellt sich zum zweiten Trigeminusast und bildet den Ramus infraorbitalis; in Fortsetzung des Stammes bleibt der dritte Ast beim N. mandibularis, Ramus mandibularis.

Übersicht. Dieses Stadium unterscheidet sich von dem früheren vor Allem dadurch, dass nun der Ramus infraorbitalis lateral vom dritten Trigeminusaste vorbeizieht, während der mediale Abschnitt der Arterieninsel in Rückbildung begriffen ist.

Der Verbindungsast zur Carotis externa hat an Kaliber zugenommen.

Embryo hum. XI.

Dieser Embryo (T) hat eine größte Länge von 23 mm und gleicht dem Stadium Nr. 21 der His'schen Normentafel ziemlich genau.

Die Arteria carotis externa zeigt schon fast vollständig die Verhältnisse wie beim Erwachsenen. Nach Abgabe der Arteria maxillaris externa zieht der Carotisstamm nach oben und hinten, kreuzt den MECKEL'schen Knorpel an dessen lateraler Seite und gelangt an den dritten Trigeminusast. Hier theilt sich das Gefäß in drei Äste.

1) Ein Ast folgt als Arteria alveolaris inferior dem dritten Trigeminusaste.

2) Die Fortsetzung des Hauptstammes wendet sich lateral vom dritten Trigeminus verlaufend nach vorn, Arteria infraorbitalis.

3) Ein Ast zieht zwischen den beiden Wurzelstücken des N.

auriculo-temporalis nach oben, gelangt in die Meningen und zieht in diesen nach vorn in die Orbitalregion, Arteria menigea media.

Die Arteria stapedia ist als ein fadenförmiges Gebilde von ihrem Ursprung aus der Carotis interna bis zwischen die Stapeschenkel zu verfolgen, von hier an ist sie vollständig verschwunden.

Übersicht. In diesem Stadium ist es durch Weiterwerden des Ramus anastomoticus zwischen Carotis externa und Arteria stapedia schon zur Ausbildung einer typischen Arteria maxillaris interna gekommen. Gleichzeitig ist durch Verödung des Stapesstammes der Zufluss aus der Arteria carotis interna sistirt.

Der für den Ramus infraorbitalis und mandibularis gemeinsame Truncus der Arteria stapedia und eben so der Ramus supraorbitalis sind zum Aufbau der Arteria meningea media verwendet.

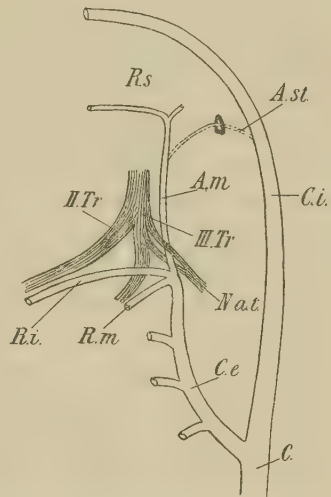
Von der Beschreibung älterer Embryonen kann abgesehen werden, da diese fast vollkommen dem Erwachsenen gleiche Verhältnisse zeigen.

VII. Gesamt-Résumé.

Auf die Litteratur der Aortenbogen glaube ich im Vorliegenden um so weniger eingehen zu sollen, als HOCHSTETTER in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, die seit RATIKKE, dem Begründer der Lehre von den Aortenbogen, gemachten Fortschritte in dieser Publikation des Genaueren erörtert hat. Ich möchte also diesbezüglich einfach auf das citirte Referat HOCHSTETTER's hinweisen. Die einzelnen Details sollen, so weit es nothwendig ist, bei der Resumirung meiner eigenen Befunde litterarisch besprochen werden.

Was zunächst das Aortenbogensystem anbelangt, so glaube ich, so weit mir ein Einblick bei dem allerdings ziemlich lückenhaften Material der menschlichen Embryonen ermöglicht war, dass hier

Fig. 33.



Schema zum Embryo hum. XI von 23 mm Länge.

Am Arteria meningea media,
Nat Nervus auriculo-temporalis.

Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

derselbe, oder zum mindesten ein ähnlicher Mechanismus vorliegt, wie ich ihn bei der Ratte beschrieben habe.

Auch hier dürften sich bezüglich der topischen Veränderungen der Aortenbogen zwei Etappen feststellen lassen, welche von einander durch die Theilung des Conus arteriosus in Aorta und Truncus pulmonalis geschieden sind, und welche sich im Übrigen so charakterisiren, wie dies für die Ratte gilt. Auch hier konnte ich einerseits ähnliche Befunde bezüglich der Rückbildung von Bogenabschnitten, andererseits vielfach Inselbildungen beobachten. Die einzelnen Befunde sind im Bereiche der Stadiumbeschreibung aufgenommen.

Was den fünften Aortenbogen beim Menschen anbelangt, so konnte ich ihn in zwei Fällen konstatiren. Bei beiden Embryonen (Embryo Professor RABL und Embryo La) war deutlich ein Gefäß nachweisbar, das von der Aorta entspringend schief nach hinten und oben zog und in den sechsten Aortenbogen mündete, ca. am dorsalen Drittel der gesammten Länge dieses Bogens. In beiden Fällen deckte sich das Verhalten dieses Bogens nicht mit dem von ZIMMERMANN an seinem Embryo konstatirten Verlauf. Am ehesten wäre der Verlauf des fünften Aortenbogens bei diesen beiden Embryonen identisch mit jenem, den ZIMMERMANN am Kaninchen beschrieben hat. Währenddem aber dort der fünfte Aortenbogen in die Aorta dorsalis knapp vor der Mündung des sechsten Aortenbogens mündet, endet er hier noch am sechsten Aortenbogen selbst. Das Verhalten dieses Bogens ist ersichtlich in Fig. 18 und 19. Speciell im letzteren Falle (Embryo La) konnte ich deutlich ein Divertikel der vierten Schlundtasche zwischen fünftem und sechstem Bogen nachweisen, ein Verhalten, das auch an dem in Fig. 20 wiedergegebenen Schnitte ersichtlich ist.

Auf die Frage, in wie weit man berechtigt sei, dieses Divertikel der vierten Schlundtasche, wie ZIMMERMANN dies thut, als Andeutung einer fünften bei Säugern vorhandenen Schlundtasche zu betrachten, möchte ich weiter nicht eingehen. Aus dem Vergleiche der einzelnen Befunde über den fünften Aortenbogen aber lässt sich, wie ich glaube, deutlich die eine Thatsache annehmen, dass gerade im Bereiche dieses Aortenbogens Variationen vorkommen, die ihn schon dadurch, eben so wie durch sein spätes Auftreten von den übrigen fünf Aortenbogen unterscheiden.

Über die Art und Weise, in welcher am menschlichen Embryo die Bildung der Arteria stapedia zu Stande kommt, bin ich nach

dem mir vorliegenden Materiale nicht im Stande, irgend eine Entscheidung zu treffen. Ich möchte nur betonen, dass sich der Bildungsmechanismus der menschlichen Steigbügelarterie anders zu verhalten scheint, als ich ihn für die Ratte feststellen konnte. Es ist mir zwar gelungen, die Rückbildung des ersten Aortenbogens eben so wie die Thatsache zu konstatiren, dass das dorsale Stück des zweiten Aortenbogens am Aufbau der Arteria stapedia betheiligt ist, in welcher Art und Weise jedoch der Anschluss dieses persistenten Bogenstückes an die distalen Gebiete stattfindet, konnte ich nicht konstatiren. Während bei der Ratte die Unterbrechung des ersten Aortenbogens beiläufig in der Mitte seines Verlaufes stattfindet und innerhalb kurzer Zeit der cranialste Abschnitt der Aorta ventralis nicht mehr auffindbar ist, scheint dieser Gefäßbezirk beim Menschen noch zu einer Zeit zu bestehen, in welcher bereits der erste Aortenbogen fadenförmig wird. Dieser oberste Theil der Aorta ventralis scheint auch auf diesem Wege die Versorgung des Oberkieferfortsatzes zu übernehmen, während, wie ja früher aus einander gesetzt, die Versorgung dieses Bezirkes bei der Ratte dem dorsalen Abschnitte des ersten Aortenbogens zukommt. Durch das relativ frühzeitige Verschwinden des ersten Aortenbogens wird der Umstand herbeigeführt, dass auch am menschlichen Embryo die ventrale Aorta sich bis in die Oberkieferregion fortzusetzen scheint. Dadurch kommt ein Verhältnis zu Stande, welches dem von GROSSER an einem Chiropteren-Embryo beschriebenen gleicht. Die betreffende Stelle der GROSSER'schen Arbeit lautet wie folgt: »Die Carotis ventralis hat bei diesen Embryonen einen sehr auffallenden Verlauf. Nach Abgabe einer typischen feinen A. lingualis wendet sich der Hauptstamm stark lateralwärts, verläuft im Hyoidbogen, dann, unterhalb des Einganges, in die erste Kiemenspalte im Mandibularbogen bis an den dritten Ast des Trigeminus, kreuzt denselben an der lateralen Seite, verläuft eine ganz kurze Strecke am Nerven entlang proximalwärts und wendet sich dann dicht hinter dem Mundwinkel in den Oberkieferfortsatz; dort zerfällt das Gefäß in zwei kurze Endäste, deren einer oral-, der andere caudalwärts gerichtet ist.« Da sich ähnliche Verhältnisse, so viel mir bisher bekannt, am Meerschweinchen und am Kaninchen vorfinden, werde ich wohl in der Lage sein, sobald mir Embryonen der betreffenden Stadien von diesen beiden Species zur Verfügung stehen, auch über die wahrscheinlich für den Menschen und einige Formen der Säuger maßgebenden Mechanismen im ersten Aufbau der Arteria stapedia berichten zu können.

Sieht man von diesen ersten Stadien ab, so hat auch der Mensch eine Arteria stapedia, welche so wie die der Ratte, aus drei morphologisch differenten Abschnitten hervorgegangen ist. Vom Ursprung aus der Aorta dorsalis bis zum Stapes ist diese Arterie dorsaler Theil des zweiten Aortenbogens, von dort bis zur Auftheilung Längsanastomose zwischen erstem und zweitem Bogen, und von hier an Ramifikation des ersten Aortenbogens. Die Arteria stapedia hat, genau so wie bei der Ratte, drei Äste: einen Ramus supra- und infraorbitalis und einen Ramus mandibularis. Während aber bei der Ratte diese drei Äste fast an demselben Punkt entstehen, finden wir, dass beim Menschen die Ursprungsstelle des Ramus supraorbitalis am Stamm der Arteria stapedia proximalwärts verschoben erscheint, so dass eine ziemlich lange Strecke zwischen dem Ursprung des ersten Astes und der Abgangsstelle des zweiten und dritten Astes gelegen ist. Der für den Ramus infraorbitalis und mandibularis gemeinsame Gefäßstamm zieht, hinter dem dritten Trigeminusaste gelegen, nach abwärts, während der Ramus supraorbitalis den dritten Trigeminusast und das Ganglion Trigeminum lateralwärts umgreifend, in die Orbitalregion gelangt. Der Ramus infraorbitalis zieht in frühen Stadien medial vom dritten Trigeminusast nach vorn, in späteren Perioden der Entwicklung an der lateralen Seite dieses Nerven vorbei. Wie aus dem Vergleiche der einzelnen Stadien hervorgeht, kommt diese Lageveränderung der Arterie zum Nerven durch Inselbildung um den Nerven selbst zu Stande. Diese Form der Inselbildung um den dritten Trigeminusast habe ich seinerzeit schon auf Grundlage des Befundes bei *Dasyus* als embryonal auch vorhanden postulirt. In derselben Entwicklungsperiode, in welcher die Ringbildung um den dritten Trigeminusast fällt, bildet sich auch der Anschluss der Carotis externa an die Arteria stapedia aus. Dieser Anschluss geschieht wie bei der Ratte derart, dass von der Carotis externa ein den MECKEL'schen Knorpel lateralwärts umgreifender Ramus anastomoticus sich in die Arteria stapedia implantirt. Die Anschlussstelle selbst liegt an der Theilungsstelle des Stapediastammes in den Ramus infraorbitalis und mandibularis. Mit diesem Vorgange ist natürlich die Übernahme des distalen Verbreitungsbezirkes der Arteria stapedia von Seite der Carotis externa inauguriert. Während aber bei der Ratte der Stamm der Steigbügelarterie das ganze Leben hindurch persistent bleibt, geht beim Menschen dieser Theil des Gefäßes frühzeitig zu Grunde; nur ein Theil von ihm wird zum Aufbau bleibender Gefäßabschnitte verwendet.

Der Ramus superior der Arteria stapedia und eben so das Stück von dem Abgange dieses Gefäßes bis zur Implantationsstelle des Ramus anastomoticus in die Arteria carotis externa bleibt nämlich persistent als Arteria meningea media. Ob es hierbei nicht gerade im obersten Abschnitte der Arteria meningea media erst auf Grundlage einer Inselbildung zum Anschlusse des Ramus superior an die Meningea media selbst kommt, konnte ich an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale nicht mit absoluter Gewissheit ausschließen. Ich möchte nur bemerken, dass einerseits der in den Meningen selbst verlaufende vordere Ast der bleibenden Meningea media, andererseits der aus der Maxillaris interna kommende Stamm dieser Arterie sicher Derivate der Arteria stapedia sind. Ich konnte nämlich am Embryo XI (Embryo T) den Durchtritt der Arteria stapedia resp. der Arteria meningea media zwischen den beiden Ästen des Nervus auriculo-temporalis konstatiren.

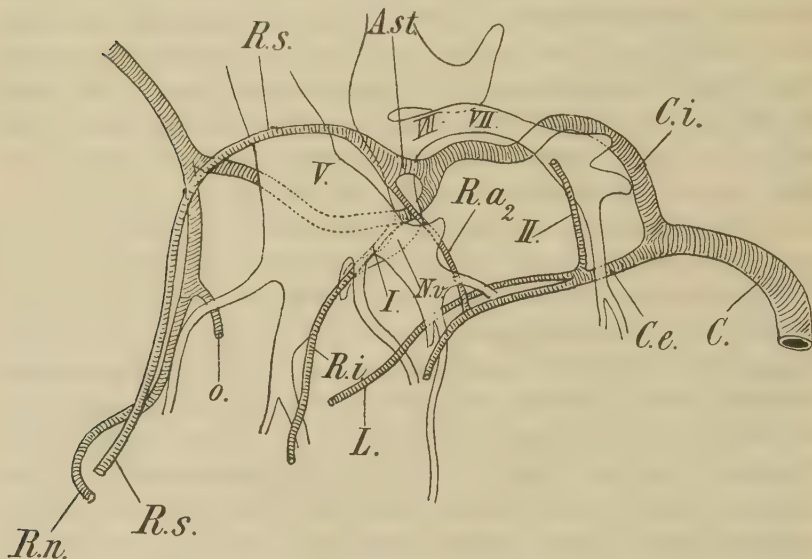
Die am Menschen vorhandenen Gesichtsarterien lassen sich daher nach dem bisher Gesagten morphologisch folgendermaßen erklären: Ehemalige Aorta ventralis dürfte das Stück der Carotis externa bis beiläufig an die Kreuzungsstelle mit dem Facialis sein, das Ursprungsstück der Arteria maxillaris interna ist Ramus anastomoticus zwischen Carotis ventralis und Arteria stapedia, die Arteria alveolaris inferior ist der Ramus mandibularis der Arteria stapedia; der Stamm der Maxillaris lateral vom dritten Trigeminusaste ist hervorgegangen durch die Neubildung einer Gefäßinsel, während das anschließende Stück Ramus infraorbitalis der Arteria stapedia ist. In jenen Fällen, wo die Maxillaris interna medial vom dritten Trigeminusaste vorüber zieht, ist der Ramus infraorbitalis bis an seine Ursprungsstelle erhalten geblieben. Die Arteria meningea media ist zum mindesten in ihrem Anfangsstück und in ihrem vorderen Ast plus dem orbitalen Ast (MAIER und ZUCKERKANDL) Derivat der Arteria stapedia resp. des Ramus supraorbitalis dieser Arterie. Die Arteria lingualis des Menschen ist wohl wie die der Ratte ein sekundäres Gefäß. Der oberste Theil der Carotis externa, so wie ich ihn hier beschrieben habe, ist bis zu einem gewissen Grad dem Gefäßtheil gleich, welchen HIS als Arteria maxillaris communis seinerzeit bezeichnet hat.

Gerade so wie bei der Ratte findet sich auch beim Menschen die Arteria ophthalmica als primärer Ast der Carotis cerebralis. Diese reicht mit ihrem Ende bis ins Septum nasi. Dieser Endast, welcher, wie bekannt, unter normalen Umständen vollständig ver-

schwindet, kann ausnahmsweise bestehen bleiben, wie ich dies in einem Falle gesehen habe, in welchem bei einem mit beiderseitigem Uranoschisma behafteten Kinde aus der Arteria cerebri anterior eine starke Arterie über die Lamina cribrosa nach vorn verlaufend gegen das Septum nasi zog.

Die von HOCHSTETTER seinerzeit am Kaninchen beschriebene Begleiterarterie des Hypoglossus, welche ZIMMERMANN auch an dem

Fig. 34.



Rekonstruktion der Arterien der linken Kopfseite eines Embryo von *Vespertilio murinus*.
9¼ mm größte Länge.

A.st Arteria stapedia,
C Arteria carotis communis,
C.e Arteria carotis externa,
C.i Arteria carotis interna,
R.a2 Ramus anastomoticus,
R.i Ramus infraorbitalis,
R.s Ramus supraorbitalis,
R.n Ramus nasalis,

o Arteria ophthalmica,
L Arteria lingualis,
N.v N. vidianus,
I.II Rudimente des ersten und zweiten Aorten-
bogens,
V N. trigeminus,
VII N. facialis.

7 mm-Embryo beschrieben hat, fand ich in einem Fall entwickelt und am Aufbau der Arteria vertebralis cerebralis theilhaft. Die Arteria axillaris geht aus der siebenten Cervicalarterie hervor. Die Cervicalarterien selbst formiren durch ihre Längsanastomose, wie dies HOCHSTETTER beschrieben hat, die Arteria vertebralis. HOCHSTETTER selbst nennt die Arteria vertebralis sechste Cervicalarterie, da sie dem sechsten Segment der Wirbelsäule zugehört. MALL und BOLK

bezeichnen diese Arterie als siebente Cervicalarterie, da sie mit dem siebenten Cervicalnerven verläuft.

Ich glaube im Vorliegenden im Großen und Ganzen die Art und Weise dargestellt zu haben, wie sich aus dem cranialen Abschnitt des Aortenbogensystems die bleibenden Verhältnisse bei der Ratte und beim Menschen aufbauen. Ich habe nun in meiner Arbeit: »Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia« nachweisen können, dass die Arteria stapedia ein allen Säugern zukommendes primäres Gefäß ist; da ich nun in dieser Abhandlung den embryologischen Aufbau dieser Arterie aus einer Reihe morphologisch differenter Stücke nachzuweisen im Stande war, glaube ich mich zu dem verallgemeinerten Schlusse berechtigt, dass diese den Säugern gemeinsame Arterie bei allen durch den Anschluss homologer Stücke aufgebaut sei, wobei allerdings der Anschlussmechanismus Varianten zeigen dürfte. Ich möchte nur noch ganz kurz einerseits eine für die hier gefundenen Thatsachen charakteristische Varietät anführen, andererseits, auch nur mit wenigen Worten, auf jene Verhältnisse zu sprechen kommen, welche sich an den unterhalb der Säuger stehenden Thierformen, vor Allem bei den Reptilien finden lassen werden.

Die hier anzuführende Varietät, welche ich mit einer der GROSSER'schen Abhandlung entnommenen Rekonstruktion (Fig. 34) erläutern möchte, findet sich an einem $9\frac{1}{4}$ mm langen Embryo von *Vespertilio murinus*. GROSSER beschreibt die hier in Betracht kommenden Verhältnisse folgendermaßen: »Auf der linken Seite fand ich bei demselben Embryo einen wesentlichen Unterschied in dem Gebiete der Stapedia. Diese theilt sich nach dem Durchbruche der Stapesanlage in zwei ungleich starke Äste. Der obere Ast verläuft wieder in der Anlage der Meningen und endigt in der lateralen Nasenwand. Der untere Ast setzt sich ausschließlich entlang dem dritten Trigeminusast fort und anastomosirt wieder lateral vom MECKEL'schen Knorpel mit der Carotis externa, um distal davon als Arteria alveolaris inferior weiter zu verlaufen. Mit dem zweiten Ast des Trigeminus verläuft bei diesem Embryo eine Arterie, welche weiter distalwärts aus der Carotis entsprungen ist und zwar noch im Bereiche der Paukenhöhle an der medialen Seite des Nervus vidianus, knapp bevor die Carotis, die noch im Stadium des Vorknorpels befindliche Hirnschale durchbricht. Dieser Ast der Carotis durchsetzt selbständig die Hirnschale, gelangt intracranial in das Ganglion trigemini und verläuft medial vom dritten Ast zum zweiten Ast, mit dem er sich in die Orbita begiebt.«

Es unterliegt keinem Zweifel, dass das proximale Stück dieser Arterie nichts Anderes ist, als der in diesem Falle persistent gebliebene erste Aortenbogen, welcher erst sekundär bei seiner Abtrennung von der Arteria stapedia den Ramus infraorbitalis mitgenommen hat. Diese Arterienvarietät ist ein Beweis dafür, dass auch bei den Chiropteren der Bildungsmechanismus der Arteria stapedia mit dem ersten Aortenbogen in Zusammenhang steht.

Bei einer Reihe von Reptilien findet man, wie ja auch schon RATHKE u. A. beschrieben haben, eine mit dem Nervus vidianus selbständig verlaufende zum Oberkiefer ziehende Arterie, während eine zweite Arterie die Paukenhöhle durchquert und hierbei entweder oberhalb der Columella, bei manchen Formen durch die Columella hindurchzieht. Ich selbst konnte die Perforation der Columella durch diese Arterie am Gecko konstatiren, SCHAUINSLAND hat dasselbe Verhältniss allerdings als Varietät bei Hatteria erst jüngst konstatiren können. Ich glaube demnach, dass auch bei den Reptilien diese zur Columella in Beziehung tretende Arterie Derivat des zweiten Aortenbogens, die mit dem Vidianus verlaufende Abkömmling des ersten Aortenbogens sei. Ich halte demnach die Übernahme des primären Verbreitungsbezirkes des ersten Aortenbogens im Bereiche des Kiefergerüstes von Seite des zweiten Aortenbogens für ein sekundäres Verhalten, während sich die primären Verhältnisse bei tieferen Formen der Vertebraten wohl finden lassen müssen.

So weit die Untersuchungen bisher gediehen sind, wäre der Nerv des zweiten Aortenbogens der Facialis, das Verhältniss des Nervus vidianus zum ersten Aortenbogen bedarf noch weiterer Aufklärung.

Die noch im Gange befindlichen Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Schädelarterien bei Fischen, Amphibien und Reptilien werden es wohl ermöglichen, auch in dieser Frage Klarheit zu schaffen.

Litteraturübersicht.

- BAUMGARTEN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XL.
- BOLK, Beiträge zur Affen-anatomie. I. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXVIII.
- BROMAN, Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anatom. Hefte. Bd. XI.
- DREYFUSS, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohres. Morpholog. Arbeiten. Bd. II.
- FRASER, On the Development of the ossicula auditus in highe Mammalia. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. London 1883.
- GRADENIGO, G., Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mittheilungen aus dem embryolog Institut der Universitt in Wien. 1887.
- GROSSER, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefssystems der Chiropteren. Anatom. Hefte. 1901.
- HAMMAR, Studien ber die Entwicklung des Vorderdarmes und einiger angrenzender Organe. I. Archiv fr mikr. Anatomie. Bd. LIX.
- HEGETSCHWEILER, Die embryologische Entwicklung des Steigbgels. Archiv fr Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1898.
- HIS, Anatomie menschlicher Embryonen. 3. Heft.
- HOCHSTETTER, ber die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI.
- Entwicklungsgeschichte des Gefssystems. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1891.
- JAKOBY, Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialeraniums. Archiv fr mikr. Anatomie. Bd. XLIV.
- NOORDEN, Beitrag zur Anatomie der knorpeligen Schdelbasis menschlicher Embryonen. Archiv fr Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1887.
- RABL, C., ber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anzeiger. 1887.
- SALENSKY, W., Beitrge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehrknchelchen bei Sugethieren. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI.
- SCHAUINSLAND, Weitere Beitrge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria. Archiv fr mikr. Anatomie. Bd. LV.
- SIEBENMANN, Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehrknchelchen des menschlichen Embryo in der 4.—6. Woche. Archiv fr Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1894.
- TANDLER, Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschriften der kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Bd. LXVII. 1898.
- Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Anat. Hefte. 1901.
- ZIMMERMANN, ber einen zwischen Aorten und Pulmonalisbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anatom. Anzeiger. IV.
- Rekonstruktion eines menschlichen Embryo von 7 mm Lnge. Verhandl. der anatom. Gesellschaft. 1889.

- ZIMMERMANN, Über die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verhandlungen des zehnten internat. med. Kongresses. Berlin 1890. Anatom. Anzeiger. 1890.
- ZONDEK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIV.
- ZUCKERKANDL, E., Die Anlagen der seitlichen Schilddrüsen und der Thymus bei der Ratte. Anatom. Hefte. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Bei allen jenen Modellen, bei welchen der Pharynx mit modelliert ist, wurde der äußere Kontour des Pharynxepithels als Grenze benutzt.

Tafel III, IV und V.

- Fig. 1. Verästelung der Carotis communis bei der erwachsenen Ratte. Injektionspräparat.
- Fig. 2. Verlauf der Arteria stapedia der Ratte. Die Bulla tympanica ist breit eröffnet. Korrosionspräparat.
- Fig. 3. Modell zu Stadium I. Ratte. 133fache Vergrößerung.
- Fig. 4. Modell zu Stadium II. Ratte. 100fache Vergrößerung.
- Fig. 5. Modell zu Stadium V. Ratte. Pharynx und Aortenbogen von vorn.
- Fig. 6. Dasselbe Modell von der Seite. Ratte. Modell in 100facher Vergrößerung. Fig. 5 und 6 auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 7. Modell zu Stadium VI. Ratte. Die drei caudalen Aortenbogen der linken Seite von vorn außen. 100fache Vergrößerung.
- Fig. 8. Modell zu Stadium VII. Ratte. Die drei caudalen Aortenbogen der linken Seite von vorn außen. 100fache Vergrößerung.
- Fig. 9. Modell zu Stadium VIII. Ratte. Die drei caudalen Aortenbogen der rechten Seite mit einem Stück des Conus arteriosus, von vorn außen. 100fache Vergrößerung, auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 10. Modell zu Stadium IX. Ratte. Die drei caudalen Aortenbogen beider Seiten, Aorta und Truncus pulmonalis von vorn, auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 11. Dasselbe Modell von rechts außen. Ratte. 100fache Vergrößerung, auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 12. Modell zu Stadium XI. Ratte. Rekonstruiert nach einer Sagittalserie. Pharynx, III., IV., V. und VI. Aortenbogen. Aorta und Pulmonalis von rechts außen gesehen. Vergrößerung des Modells 100. Figur auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 13. Modell zu Stadium XI. Ratte. Rekonstruiert nach einer Horizontalserie. Pharynx mit Aortenbogen von rechts. 75fache Vergrößerung.
- Fig. 14. Linke Hälfte desselben Modells von oben. Ratte, auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 15. Profilrekonstruktion zu Stadium XI. Ratte. Rekonstruiert wurde die rechte Seite nach der Sagittalserie der Fig. 12. Vergrößerung 33fach, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

- Fig. 16. Profilrekonstruktion zu Stadium XIII. Ratte. Rekonstruiert wurde die linke Seite nach einer Sagittalserie. 33fache Vergrößerung, auf $\frac{5}{8}$ verkleinert.
- Fig. 17. Modell des Embryo hum. II. Pharynx und Aortenbogen von links. Modell 100fach vergrößert. Figur auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 18. Profilrekonstruktion des Embryo hum. III. Rekonstruktion der linken Hälfte nach einer Horizontalserie. Vergrößerung 50fach. $\frac{3}{4}$ des Originals.
- Fig. 19. Modell zum Embryo hum. La. Pharynx und Aortensystem von links. Modell 100fach vergrößert. Figur auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 20. Schnitt durch Embryo hum. La. ZEISS AA. Oc. 2. Figur auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.
- Fig. 21. Profilrekonstruktion zum Embryo hum. KS. Rekonstruiert wurde die linke Seite nach der Horizontalserie. Vergrößerung 33fach. Figur auf $\frac{3}{4}$ reducirt.

Zeichen-Erklärung.

<i>A</i> Aorta,	<i>R.ant</i> Ramus anterior der Carotis cere-
<i>A.d</i> Aorta dorsalis,	bralis,
<i>A.st</i> Arteria stapedia,	<i>R.i</i> Ramus infraorbitalis, Arteria sta-
<i>C</i> Arteria carotis communis,	pediae,
<i>C.a</i> Conus arteriosus,	<i>R.m</i> Ramus mandibularis, Arteria sta-
<i>C.c</i> Arteria carotis cerebralis,	pediae,
<i>C.e</i> Arteria carotis externa,	<i>R.p</i> Ramus posterior der Carotis cere-
<i>C.i</i> Arteria carotis interna,	bralis,
<i>H</i> Hypoglossusarterie,	<i>R.s</i> ¹ Ramus supraorbitalis, Arteria sta-
<i>Hyp</i> Hypophysis,	pediae,
<i>J</i> Arterieninsel,	<i>Th</i> mittlere Schilddrüsenanlage,
<i>L</i> Arteria lingualis,	<i>Tr</i> Trachea,
<i>M.e</i> Arteria maxillaris externa,	<i>v</i> Arteria vertebralis,
<i>n</i> Arteria septi nasi,	<i>v.D.L</i> vordere Darmlippe,
<i>o</i> Arteria ophthalmica,	<i>I—VI</i> Aortenbogen,
<i>Oe</i> Ösophagus,	<i>III—XII</i> Gehirnnerven,
<i>P</i> Truncus pulmonalis,	<i>I.S—IV.S</i> Schlundtaschen,
<i>p</i> Arteria pulmonalis,	<i>1.a</i> erste Cervicalarterie,
<i>R.a</i> Ramus anastomoticus zwischen	<i>7.a</i> siebente Cervicalarterie,
Aortenbogen I und II,	<i>G.6</i> sechstes Spinalganglion.
<i>R.az</i> Ramus anastomoticus zwischen	
Carotis externa und R. mandibularis,	

¹ Irrthümlicherweise in Fig. 15 als *R.s*, in Fig. 16 als *R.m* bezeichnet.

Über ein Hundeskelet mit sogenannten »Halsrippen« bei nur 26 Präsaeralwirbeln.

Von

Dr. med. Hermann Adolphi,

Prosektor am anatomischen Institut der Universität Jurjew (Dorpat).

Vor vier Jahren habe ich im XXVII. Bande dieser Zeitschrift (pag. 299 bis 308) über die Wirbelsäule und den Brustkorb zweier Hunde berichtet, bei welchen die proximale Grenze der Berippung von der Norm abwich. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professors S. PUTSCHKOWSKI gelangte kürzlich ein dritter derartiger Fall in meine Hände. Es war das Rohskelet eines ziemlich kleinen, erwachsenen Hundes. Die Messung mit dem Bandmaße an der Ventralseite der Wirbelsäule ergab folgende Zahlen: vom Vorderrande des Arcus anterior atlantis bis zum Vorderrande des 8. Wirbels 122 mm, des 21. Wirbels 289 mm, des Sacrum 404 mm und bis zur Schwanzspitze 667 mm. Das Sternum fehlt.

Der linke Querfortsatz des 7. Wirbels ist gelenkig mit einer Rippe von 17 mm Länge verbunden, der rechte synostotisch mit einer solchen von 7 mm. Beide Rippen enden zugespitzt; sie erreichen weder das Sternum noch die Rippen des 8. Wirbels. Der rechten Rippe fehlen Collum und Capitulum vollständig. Die größere und freie linke Rippe hat an der Innenfläche einen kurzen Vorsprung, von dem aus ein Band von 10 mm Länge zu einem Höckerchen am Körper des 7. Wirbels führte. Dieses Höckerchen liegt dem Vorderrande des Wirbelkörpers nahe. Band und Vorsprung der Rippe sind als Reste des embryonal angelegten Capitulum und Collum der Rippe zu betrachten.

Wirbel 8—20 tragen je ein freies Rippenpaar. Die Rippen des 15. Wirbels sind die längsten; der knöcherne Theil der Rippe ist an der Konkavität gemessen rechts 117 mm, links 119 mm lang. Die Knorpel des zum 16. Wirbel gehörigen Rippenpaares — rechts in 23 mm, links in 30 mm Länge erhalten — sind stark entwickelt, woraus sich schließen lässt, dass sie das Sternum erreichten. Die rechte Rippe des 20. Wirbels misst 64 mm, mit dem Rippenknorpel 67 mm, die linke 68 mm, resp. 74 mm. Das erste Gelenk mit sagittal gestellten Gelenkflächen findet sich zwischen den Wirbeln 17 und 18. Die Richtung der Dornfortsätze ändert sich am 18. Wirbel, er ist der diaphragmatische.

Wirbel 21—26 sind Lendenwirbel.

Wirbel 27—29 sind synostotisch zum Sacrum verbunden, doch beschränkt sich die Synostose zwischen Wirbel 27 und 28 auf die Partes laterales und Theile der Wirbelkörper, während die Gelenkspalten und die Fissur zwischen den Bögen erhalten sind.

Wirbel 30 trägt jederseits einen starken Querfortsatz von annähernd vier-eckiger Gestalt, der nahe an die Pars lateralis heranreicht und durch ein starkes Band mit ihr verbunden ist.

Wirbel 35 trägt den letzten geschlossenen Neuralbogen.

Geschlossene Hämalbögen sind überhaupt nicht vorhanden.

Auf Wirbel 46, der 9,6 mm lang ist, folgen noch vier Skeletstücke von 6,8, 6,1, 5,2 und 2,6 mm Länge. Wirbel 47 und 48 sind, gleich Wirbel 49 und 50, synostotisch mit einander verbunden, verdickt und in der Längsrichtung stark verkürzt. Wirbel 51 ist frei. Das letzte Skeletstück endlich besteht aus den synostosirten Wirbeln 52 und 53 und einem kleinen, scharf abgegrenzten Schlusscyliner von 0,2 mm Länge und 0,4 mm Durchmesser. Diese Einzelheiten sind erst nach der Maceration sichtbar geworden.

Während also der 7. Wirbel kurze Rippen trägt, von denen die linke frei ist, zeigt der distale Theil des Brustkorbes keine Abweichung von der Norm; wohl aber sind die Grenzen des Sacrum und der geschlossenen Neuralbögen um ein Segment nach dem Kopfe zu verrückt, wobei Wirbel 30 die caudale Form noch nicht voll erlangt hat.

Der Befund am distalen Thoraxende ist indifferent. Das widerspricht meiner früheren Behauptung nicht, beide Thoraxgrenzen hätten die Tendenz, sich in der gleichen Richtung zu verschieben.

Für das Sacrum ergibt sich Folgendes: in dem 1898 von mir als Hund I beschriebenen Falle erreichten die Rippen des 8. Wirbels das Sternum nicht — Wirbel 28 ist erster Sacralwirbel, Wirbel 31 sacro-caudaler Übergangswirbel. In dem vorliegenden Falle trägt der 7. Wirbel zwei kurze Rippen, von denen eine frei ist — Wirbel 27 ist erster Sacralwirbel, Wirbel 30 sacro-caudaler Übergangswirbel. In dem 1898 von mir als Hund II beschriebenen Falle trägt der 7. Wirbel zwei kurze Rippen, von denen eine frei ist — Wirbel 27 ist erster und Wirbel 29 letzter Sacralwirbel.

Das Sacrum und die obere Thoraxgrenze verschieben sich demnach hier in der gleichen Richtung.

Drei Fälle haben gewiss keine große Beweiskraft. Der wesentliche Zweck dieser Zeilen ist auch nur der, Material zu bringen, an welchem die interessante Frage der Umformung von Wirbelsäule und Brustkorb geprüft werden könne.

Jurjew (Dorpat), den $\frac{18.}{5.}$ Mai 1902.

Berichtigung.

In M. FÜRBRINGER's Abhandlung »Morphologische Streitfragen« pag. 166 Zeile 12 von oben ist durch Ausfall der Worte »spinaler Abkunft sind« während des Druckes der betreffende Satz unverständlich geworden. Es muss heißen:

Dass die Muskeln und Nerven der paarigen Gliedmaßen, gleichviel ob dieselben dem Flossentypus oder der daktylopoden Extremität angehören¹, spinaler Abkunft sind, ist eine uralte schon über 100 Jahre (MONRO, 1785) bekannte Wahrheit (BRAUS, 1898), die sich bereits in älteren Büchern der menschlichen und vergleichenden Anatomie findet, — lange bevor sich die embryologische Untersuchung mit dieser Frage beschäftigte.

Fig. 1.

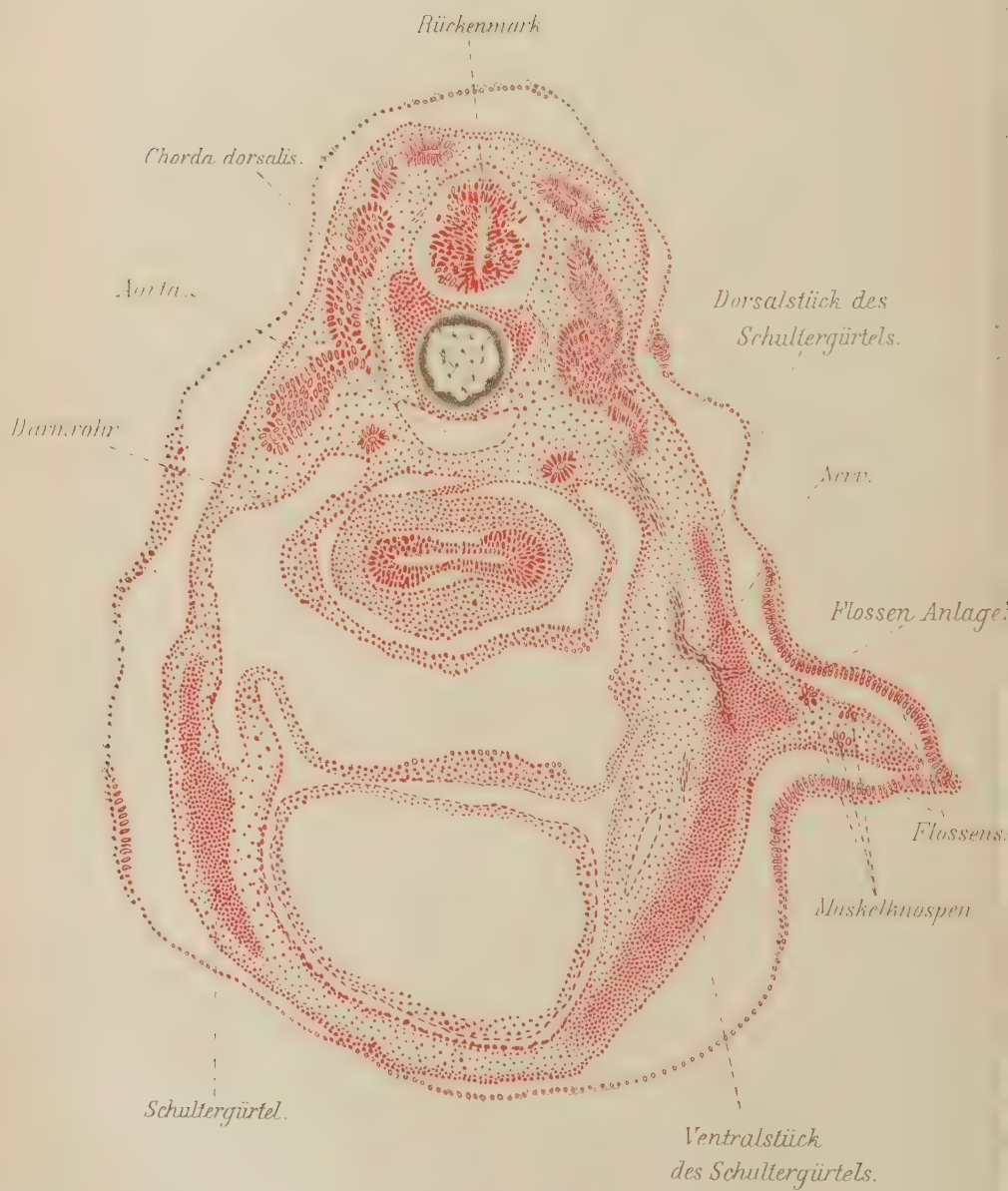


Fig 2

religies Gliedstück
Flossenstrahles.

Arthrose

Gliedstück
eines Strahles.

Elastische
Fasernetze

Fig. 3.

Hyaliner
Knorpel.

Synarthrose

Übergangszone.

Elastische
Fasernetze.

Knorpelzellen
zwischen den Netzen.

Gliedstück eines
knorpeligen Flossenstrahles.

Fig 3

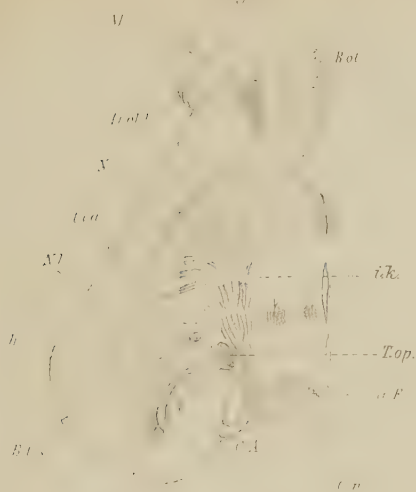


Fig. 1

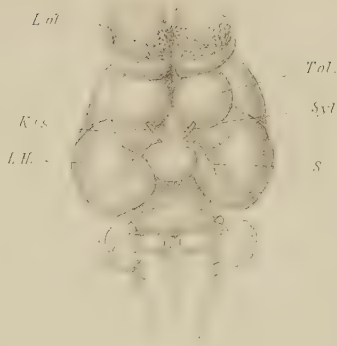


Fig 4

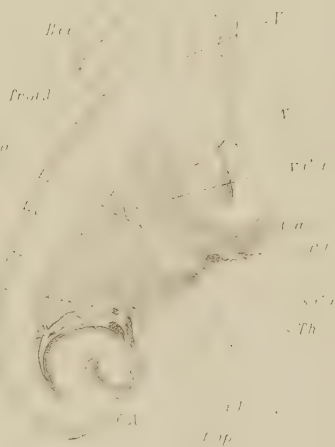


Fig 2

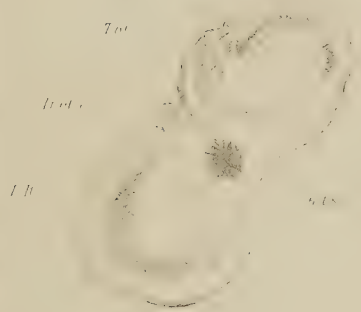


Fig 5

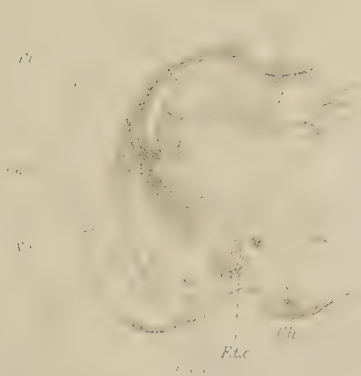


Fig 6

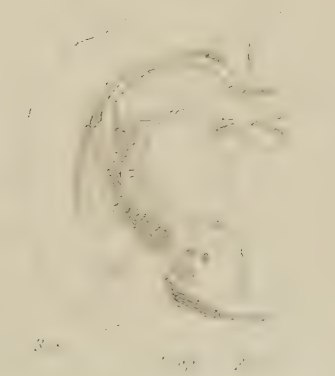


Fig. 1.

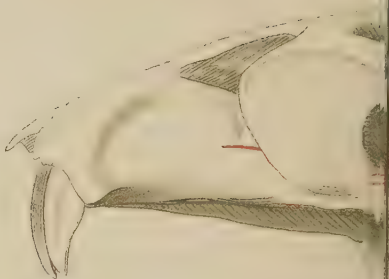


Fig 3

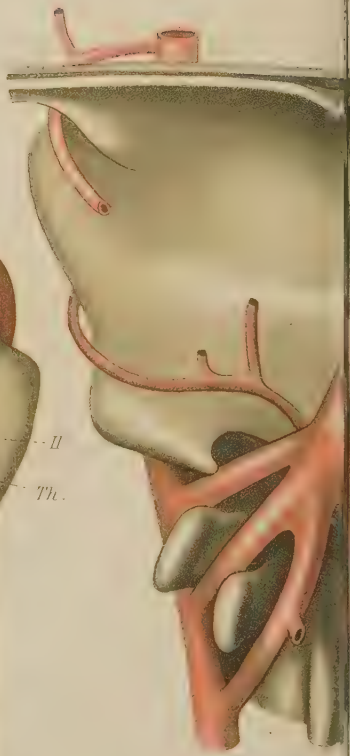
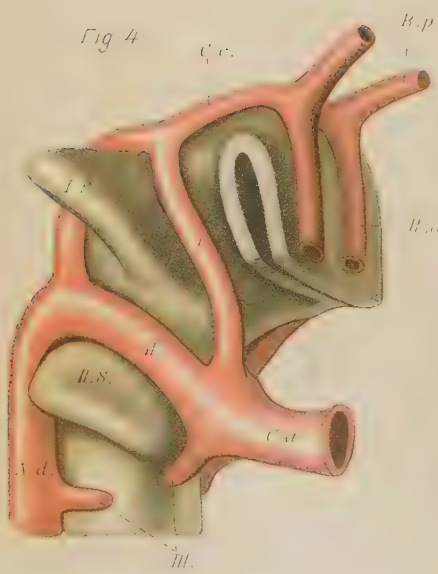


Fig 4



v D L

Fig. 2.



Fig. 6.

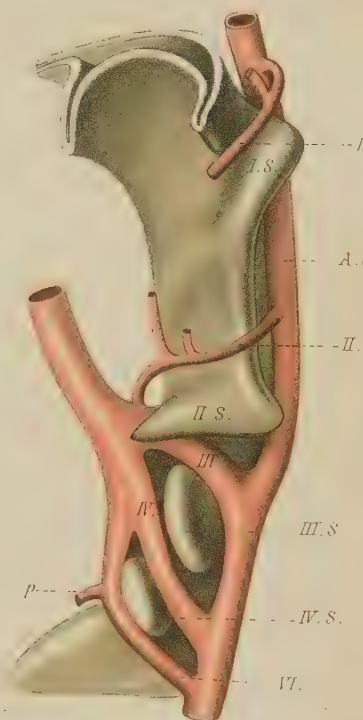


Fig. 7.

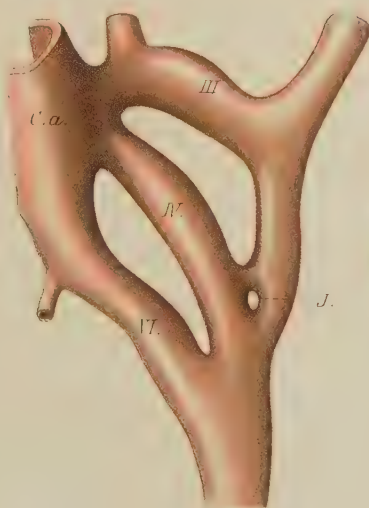


Fig. 8.

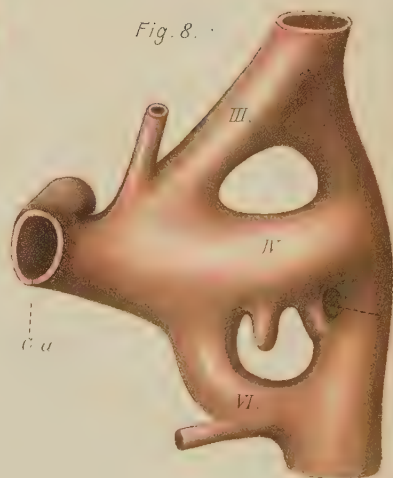


Fig. 9.

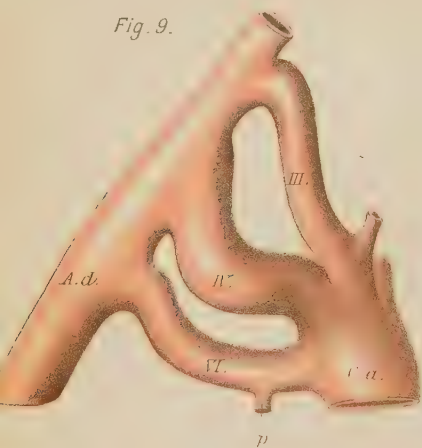


Fig. 12

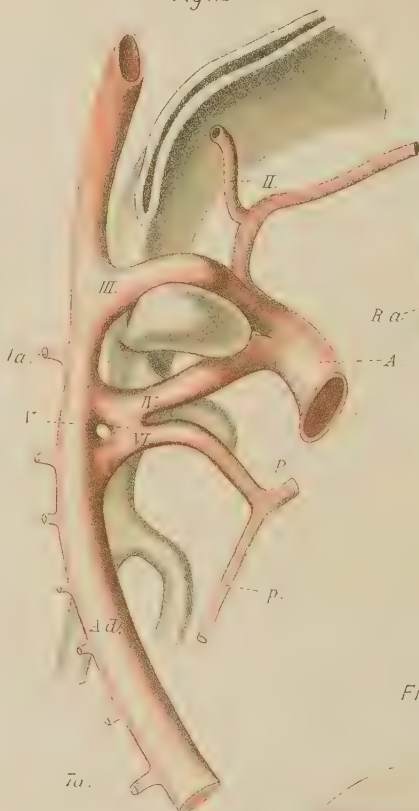


Fig. 14

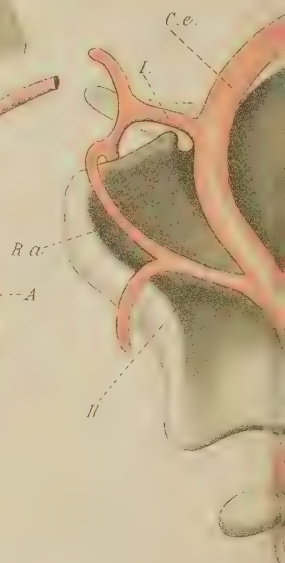


Fig. 10

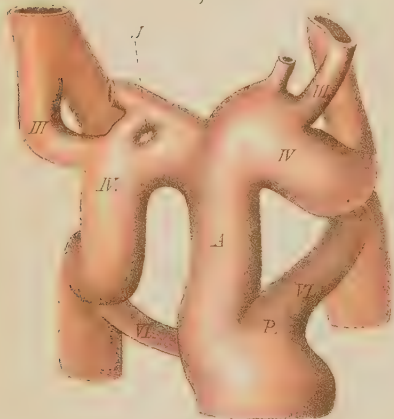


Fig. 13.

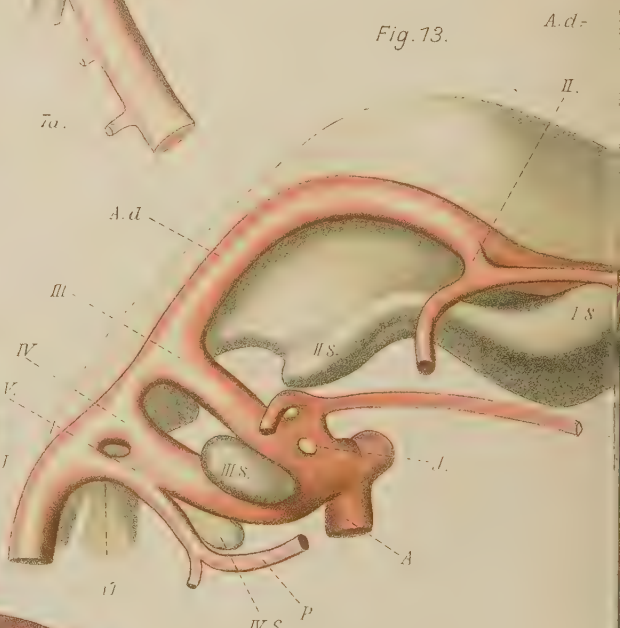


Fig. 11

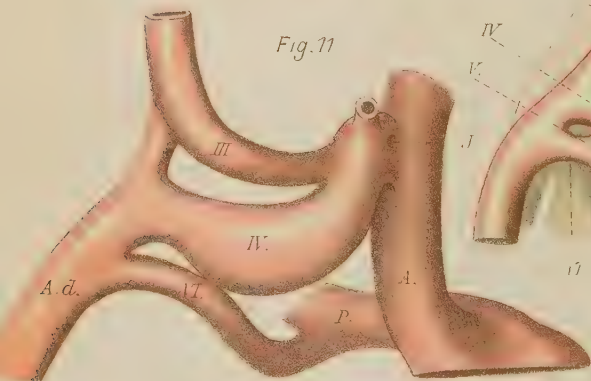


Fig. 15.

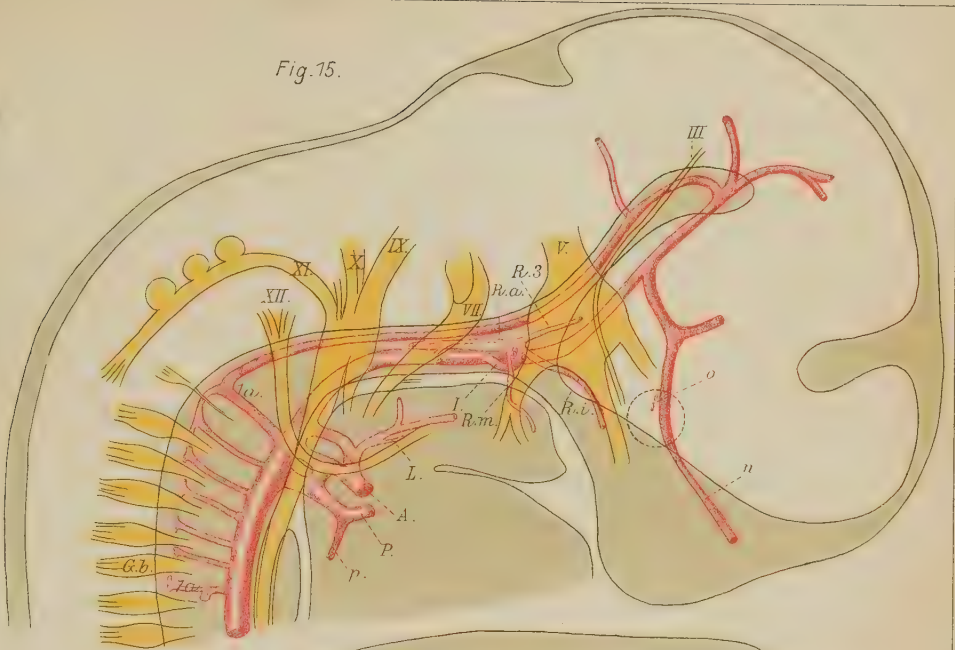


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 19.

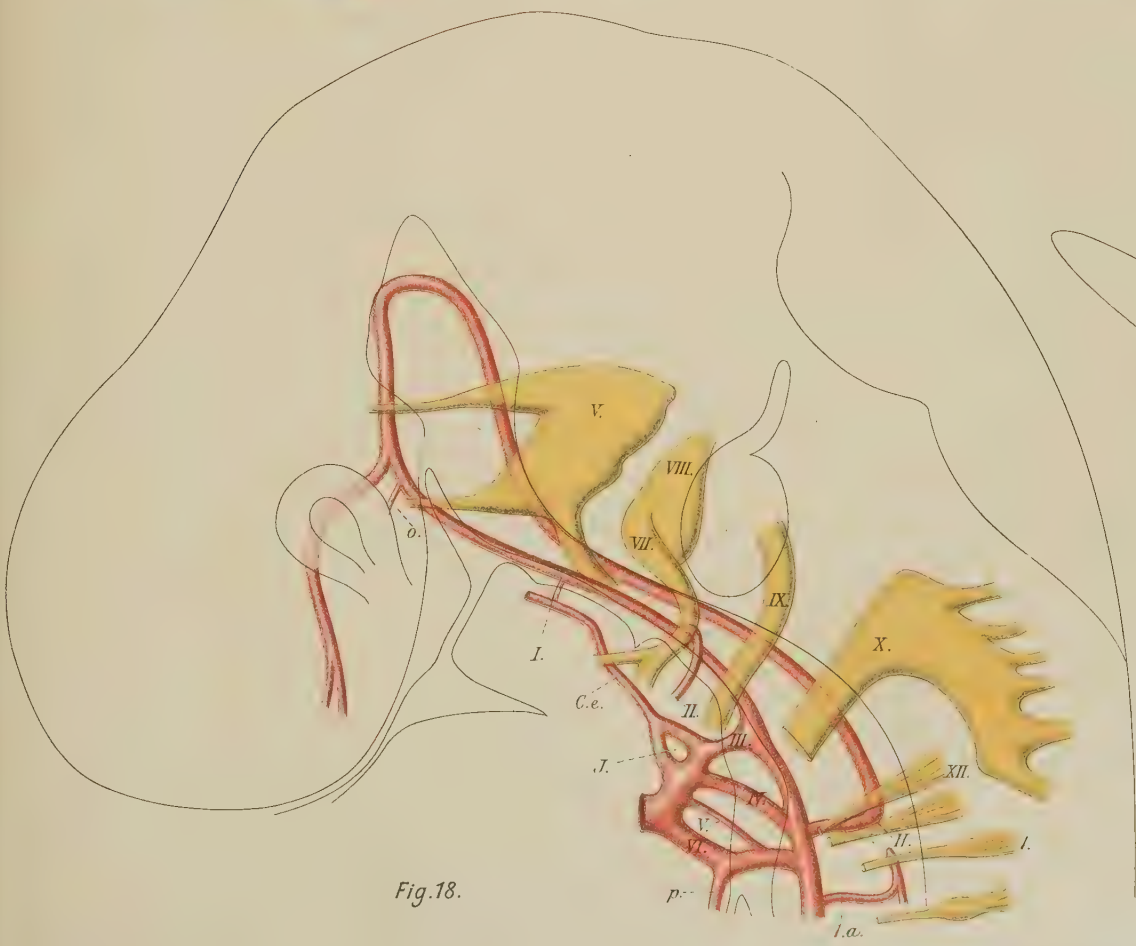
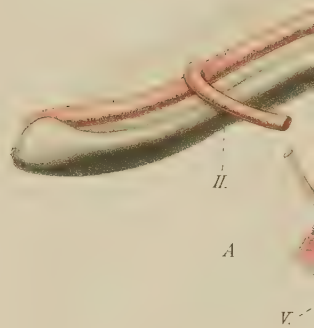


Fig. 18.

Fig. 20.

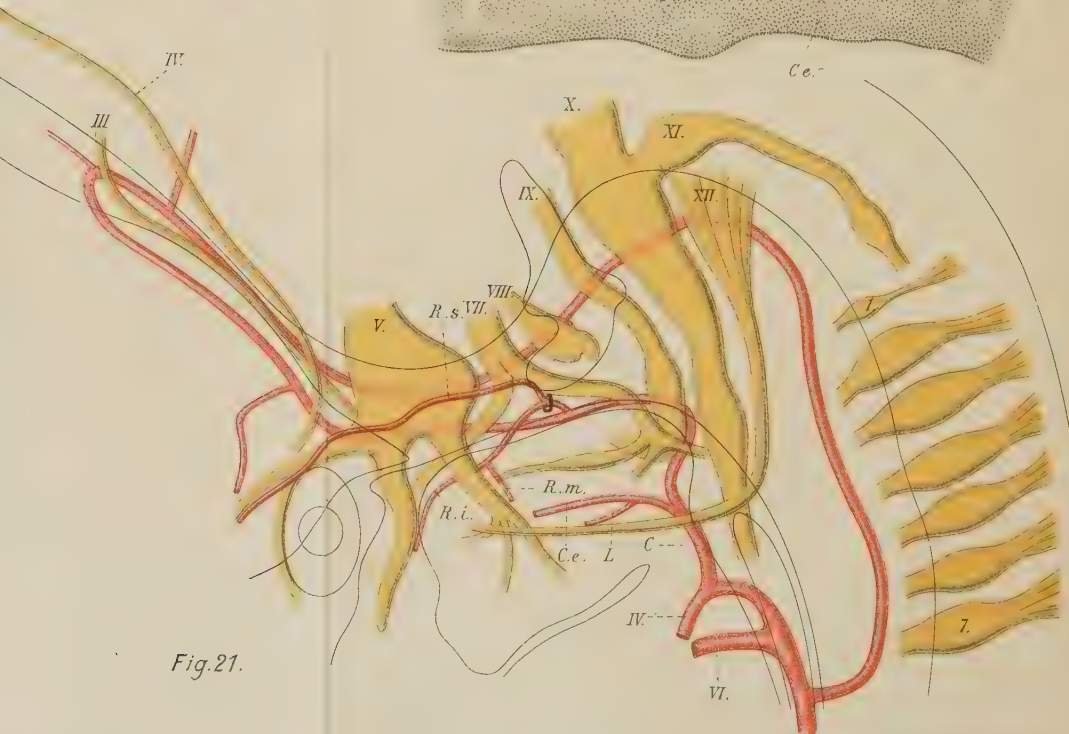
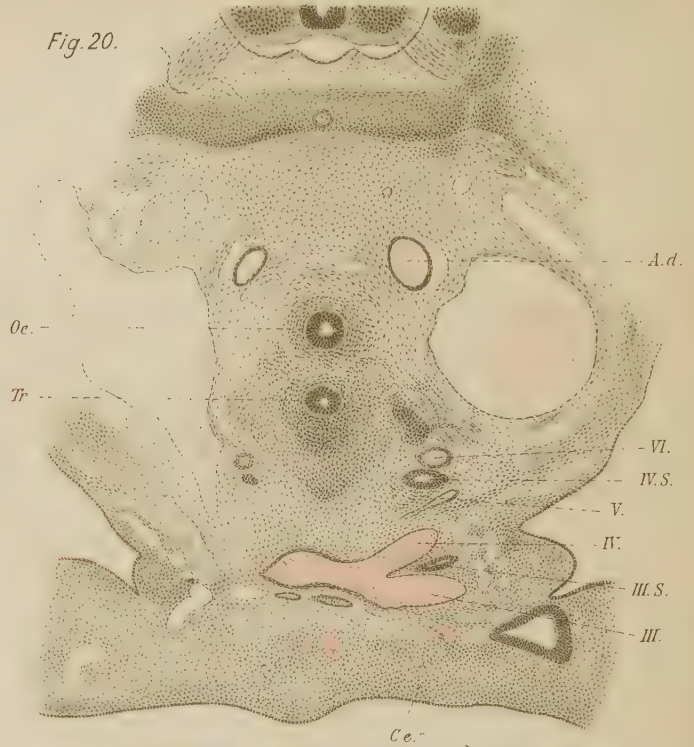


Fig. 21.

Rückbildung der Eifollikel bei Wirbelthieren.

I. Fische.

Von

Dr. A. Bühler,

Privatdocent und Assistent an der anatomischen Anstalt zu Zürich.

Mit Tafel VI und VII und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Kenntnis von Rückbildungsvorgängen an Wirbelthiereierstöcken reicht weit zurück. Wie lange schon die Produkte dieser Rückbildung bekannt sind, konnte ich in der Litteratur nicht nachweisen. Es ist das auch irrelevant; denn die Wissenschaft kann mit der Kenntnis einer Thatsache erst dann wirklich rechnen, wenn diese in ihrer Bedeutung erkannt ist.

Für die Säugethiere hat zum Verständnis der in Frage stehenden Erscheinung R. DE GRAAF (9) die erste sichere Grundlage gegeben. Mit der Entdeckung, dass die im Ovarium entstandenen Geschlechtsprodukte (wobei es in diesem Fall unwesentlich ist, dass GRAAF den ganzen Follikelinhalt als Ei ansah) zur Reifezeit den Eierstock verlassen, entstand auch die Frage: was geschieht mit der vom Ei verlassenen Kapsel? GRAAF beantwortet dies dahin, dass nach Ausstoßung des Follikelinhaltes — der seiner Meinung nach in toto das Ei darstellte — »exigua solum in iis capacitas superest, quae sensim ita aboletur ut postremis gestationis mensibus ex solida tantum substantia conflari videantur; enixo jam foetu globuli illi rursus imminuuntur, ac tandem evanescunt«. Damit hat GRAAF in kurzen Worten die erste wissenschaftliche Darstellung gegeben von der einen Form, in der uns physiologische Rückbildung am Ovarium entgegentritt, vom Ursprung, Bau und Ende des Corpus luteum

der von ihm untersuchten Säuger. Gute makroskopische Bilder vom Rind und Schaf erläutern das Gesagte.

Derselbe Autor hat auch das Analoge des Vorganges beim Huhn erkannt, wo ihm, was die thatsächlichen Beobachtungen anbetrifft, allerdings nach seinen Aussagen FABRICIUS AB AQUAPENDENTE und HARVEY vorausgegangen sind.

Sechzig Jahre später ist durch SWAMMERDAM (32) ein anderer physiologischer Rückbildungsprocess im Eierstock erkannt und beschrieben worden, nämlich der Untergang nicht abgelegter oder nicht ausgereifter Eierstockseier beim Frosch.

Damit waren die beiden Hauptformen der Regression, denen sich naturgemäß mehr sekundäre Erscheinungen anschließen müssen, in die Diskussion eingeführt. Die Reihe Derer, die sich seither mit diesem Thema beschäftigt haben, ist nicht klein.

Es sei mir gestattet, eine eingehende Würdigung der einschlägigen Litteratur auf später zu versparen, wenn ich aus den einzelnen Beobachtungsreihen, die ich zu bringen gedenke, ein zusammenfassendes Résumé geben werde. Bei den einzelnen Abschnitten soll das Erwähnung finden, was von gleichem oder verwandtem Material schon Beschreibung gefunden hat.

Nur auf diejenigen Arbeiten sei hier gleich Eingangs hingewiesen, welche nicht nur durch genaue Schilderung der Einzelvorgänge, sondern speciell auch durch kritischen Vergleich mit den Resultaten anderer Forscher einen allgemeinen Einblick in das Wesen der zu besprechenden Vorgänge erlauben.

Solche Publikationen finden wir besonders über die Frage nach dem Untergang der Eier im Ovarium selbst, welcher Vorgang von FLEMMING (8) den Namen der Follikelatresie erhalten hat. Ich nenne als Untersucher von Fischen BARFURTH (3), für Amphibien G. RUGE (27), für Reptilien STRAHL (31) und dessen Schüler (17) und PIO MINGAZZINI (19), für Vögel A. VON BRUNN (5), für Säugethiere SCHOTTLÄNDER (28) und H. RABL (25) für den Menschen. Mehrere Wirbelthierklassen hat HENNEGUY (12) untersucht. Bei Allen tritt mehr oder weniger das Bestreben hervor, aus den Einzelbeobachtungen an den verschiedenen Objekten das Gemeinsame, principiell Wichtige herauszuschälen. Und so kommt es, dass alle diese Arbeiten und damit unser Wissen von der Follikelatresie auf im Wesentlichen gemeinsamen Grundanschauungen beruhen, wie wechselreich auch die Details sind.

Weniger glücklich war in dieser Beziehung das Corpus luteum.

Wer über diese Frage in den Ergebnissen von MERKEL und BONNET Orientirung sucht, der findet dort über die Litteratur der letzten Jahre zwei Arbeiten, eine von NAGEL (20), eine andere von SOBOTTA (30), beide vom Jahre 1898. Beide Autoren vertreten, was Entstehung, Zusammensetzung und Endschiedsalc des fraglichen Gebildes betrifft, grundverschiedene Anschauungen, und von diesen Anschauungen aus beurtheilen sie den Werth oder Unwerth des in der Litteratur über den behandelten Gegenstand Vorgebrachten. Ganz besonders gilt dies vom Referat des letztgenannten Autors. Ein Referat im gebräuchlichen Sinn des Wortes ist das nicht. Auch ich gestehe dem Referenten das Recht der Kritik, wenn es sein muss einer recht scharfen Kritik, voll und ganz zu. In erster Linie aber soll in einem Referat referirt werden, d. h. es soll darin eine Orientirung enthalten sein über die Beobachtungen und Gründe, die auch der Gegner für sich geltend machte. Bei SOBOTTA aber finde ich nur einseitige Polemik, die Alles, was von gegnerischer Seite vorgebracht wird, nicht anerkennt, Alles aber, was mit der eigenen Anschauung übereinstimmt, als beweisend annimmt, auch wenn dessen Beweisführung mindestens so angreifbar ist, wie die des Gegners. So hat SOBOTTA z. B. aus der Arbeit seines Gegners CLARK nicht einen einzigen von dessen Beweisgründen angeführt, also auch nicht widerlegt (das gilt auch für eine frühere Publikation desselben Autors), während er die ihm konforme Ansicht der Betheiligung des Epithels am Corpus luteum von STRATZ als Stütze für seine eigene Anschauung aufstellt, trotzdem STRATZ hierfür nicht den kleinsten Beweis erbringt.

Auf den Inhalt des Referates komme ich später zu reden; hier sei nur auf die Form desselben hingewiesen und dabei der Zweifel nicht unterdrückt, ob eine solche der Wissenschaft ersprießlich sein mag.

Die beiden genannten Arbeiten illustriren deutlich genug die bestehenden Kontroversen und die Nothwendigkeit, dieselben zu lösen. Der Kernpunkt der Streitfrage ist bekanntlich, ob, wie SOBOTTA behauptet, das Corpus luteum im Wesentlichen ein epitheliales Gebilde ist, oder ob das Epithel überhaupt keinen Antheil daran hat, wie NAGEL annimmt. SOBOTTA kann für seine Meinung die Untersuchung einer großen Serie von Entwicklungsstadien des Corpus luteum einer Säugethierspecies — Maus — aufführen; aber auch NAGEL kann eine eingehende Kenntniss, speciell des menschlichen Eierstocks, in allen Lebensverhältnissen nicht abgesprochen werden,

und darin ist sein Urtheil demjenigen SOBOTTA's entschieden überlegen. Und wenn man zugeben muss, dass ein vitaler Vorgang im Ovarium, wie es das Werden und Vergehen des Corpus luteum ist, nur im Zusammenhang mit den übrigen Lebenserscheinungen dieses Organs verstanden werden kann, so liegt darin für NAGEL ein nicht zu unterschätzender Vortheil.

Natürlich haben auch andere Autoren es unternommen die Streitfrage zu entscheiden und haben Stellung genommen nach der einen und der anderen Seite hin. Wie ich schon anderen Ortes (7) Gelegenheit hatte zu bemerken, sind die Autoren, deren Untersuchungen zur Übereinstimmung mit SOBOTTA geführt haben, ausschließlich solche, die an kleinen kurzträchtigen Säugethieren gearbeitet haben, während diejenigen, welchen Material großer Säuger zur Verfügung stand, Gegner hiervon geworden sind. Ich habe früher die Gründe dieser Thatsachen angeführt und werde später wieder darauf zu reden kommen; auch die Resultate der betreffenden Forscher werden an geeigneter Stelle Besprechung finden.

Die erwähnte Thatsache drängt den Schluss auf, dass die Untersuchung einer einzigen Thierspecies zur definitiven Lösung der Kontroversen nicht ausreicht. Auf beiden Seiten liegen objektiv richtige Beobachtungsthatfachen vor, deren Differenz in der Verschiedenheit des Materials z. Th. begründet ist, und welche durch Untersuchung an einem andern Objekte von wesentlich anderem Bau nicht entkräftet werden. Ihre Beweisfähigkeit für die eine oder andere Anschauung wird nur entkräftet durch Erklärung derselben. Die Außerachtlassung dieses Umstandes hat es in neuerer Zeit verschuldet, dass der Streit um die vorliegenden Fragen nicht immer mit derjenigen Sachlichkeit geführt wurde, die allein in wissenschaftlicher Diskussion förderlich ist; ja es ist stellenweise vorgekommen, dass die Schärfe der Kritik sich lediglich auf die Form derselben beschränkte, ohne in der Schärfe des Inhaltes ein Äquivalent zu finden.

Ist es denn überhaupt von so principieller Bedeutung, ob das Corpus luteum aus Bindegewebe entsteht oder aus Epithelgewebe? Ist es nicht möglich, dass bei dem einen Thier dies, bei einem andern jenes der Fall ist? Die beiden oben angeführten Autoren verneinen die zweite Frage entschieden, und bejahen damit die erste, und ihren Argumentationen muss mindestens für Thiere von verwandtem Bau Recht gegeben werden.

Immerhin haben in neuerer Zeit noch H. RABL (25) und VAN

DER STRICHT (33, 34) einer ähnlichen Anschauung Koncessionen gemacht. Neben der Annahme, dass das Hauptgewebe des Säugethier-Corpus luteum in seinem wesentlichen Bestandtheil, den Lutëinzellen, von Epithel abstammt, berichten sie, dass genau dasselbe Gewebe auch unter Ausschluss des Epithels aus reinem Bindegewebe entsteht. Das steht im Widerspruch mit der ganzen herrschenden Anschauung von den Geweben. Ein Gewebe oder Organ, das Epithelien seine Entstehung verdankt, ist danach etwas wesentlich Anderes als eines, das ohne Betheiligung von Epithel lediglich aus Bindegewebe sich bildet. Bewahrheitet sich die Ansicht von RABL und VAN DER STRICHT, so ist damit in jene Theorie von der Konstanz der specifischen Gewebe eine Bresche gelegt. Und dadurch erlangt natürlich die Streitfrage über die Betheiligung des Epithels am Corpus luteum principielle Wichtigkeit.

Von ähnlicher Bedeutung ist ein anderer Punkt: Ist es richtig, dass das Grundgewebe des Corpus luteum seinen Ursprung wesentlich dem Epithel des geplatzten Follikels verdankt, und erweist sich andererseits die Anschauung als begründet, dass eben dieses Lutëingewebe durch direkte Umwandlung seiner Elemente zu einem untrennbaren Bestandtheil des Stroma ovarii wird, so wäre dadurch bewiesen, dass wohldifferenzirtes Epithelgewebe sich in typisches Bindegewebe umwandeln kann. Welche Schlüsse von unabsehbarer Tragweite sich daraus für die gesammte Histologie und Embryologie ergeben müssen, ist Jedem einleuchtend.

Schon von diesem Gesichtspunkt aus ist eine Bearbeitung der angezogenen Fragen von mehr als bloß casuistischem Interesse. Es ist damit auch der Weg vorgezeichnet, auf dem allein eine allgemein gültige Entscheidung erwartet werden darf, das ist die Ausdehnung der Untersuchung auf eine größere Anzahl verschiedener Thierformen.

A priori ist anzunehmen, dass bei der weitgehenden Übereinstimmung im Bau der Follikelhüllen bei den verschiedenen Wirbelthierformen auch eine wesentliche Analogie in den Veränderungen des geplatzten Follikels, d. h. also in Bau und Entwicklung des Corpus luteum Platz greifen wird. Handelt es sich ja doch im Grunde stets um dasselbe Bestreben, den Substanzverlust, der dem Ovarium durch Entfernung des Eies resp. seiner Adnexa entstanden ist, rasch und zweckmäßig auszufüllen. Wie weit sich diese Übereinstimmung am Corpus luteum bethätigt, das zu bestimmen wird einer noch so detaillirten und eingehenden Einzeluntersuchung nie

gelingen. Hier ist nur ein Studium, das eine möglichst große Zahl verschiedener Ausbildungsformen von Corpora lutea bei verschiedenen Wirbelthierformen berücksichtigt, im Stande, Gleiches von Differentem zu scheiden, d. h. mit anderen Worten, das Wesentliche festzustellen und das Unwesentliche in die ihm zukommende Beschränkung zurückzuweisen.

Darin, dass dieser Umstand zu wenig Beachtung fand, liegt ein großer Theil der Schuld, dass die bestehenden Kontroversen sich derart scharf zuspitzen konnten, wie dies geschehen ist. Denn wenn ich absehe von dem Italiener E. GIACOMINI (10, 11), hat keiner der neueren Autoren seine Beobachtungen über eine oder, wenn mehrere, so doch nahe verwandte Species ausgedehnt.

Ich finde in der ganzen Litteratur überhaupt nur zwei Forscher, die sich ein Urtheil zu bilden suchten über den Vernarbungsvorgang des geplatzten Follikels in der ganzen Wirbelthierreihe auf Grund eigener ausgedehnter Beobachtungen. Es sind K. E. VON BAER (1) aus den Jahren 1828 bis 1837 und WALDEYER (36) im Jahre 1870.

Was VON BAER uns in den beiden Abschnitten seiner Entwicklungsgeschichte hierüber berichtet, konnte trotz der vorzüglichen Beobachtungsgabe dieses Gelehrten wenig genug sein. Schuld daran trägt die mangelhafte Ausbildung der Technik seiner Zeit, und vor Allem der Umstand, dass diese Frage dem Embryologen für den Plan, den er in beiden genannten Werken verfolgte, nämlich die Schilderung der Entwicklung des Wirbelthierleibes, zu abseits lag. Spielt ja doch dieser Process in der Entwicklung nur eines Organs, des Eierstockes, und zwar nur in postembryonaler Zeit eine Rolle, die für den allgemeinen Aufbau des Körpers ohne Bedeutung erscheint, wenngleich ihr Einfluss auf das Organ selbst eine eingehende Würdigung recht wohl verdient. So kommt es, dass von BAER den Vorgang der Follikelvernarbung bei den einzelnen Wirbelthieren mit präciser Kürze beschreibt und zwischen dem Verhalten bei den verschiedenen Klassen Parallelen zieht, aber doch die ganze Frage nur nebenbei behandelt. Punkte, die erst mit dem Ausbau unseres Wissens sich vordrängten, die erst für uns Interesse gewinnen konnten, bleiben selbstverständlich unbeantwortet. Über das Detail seiner Ausführungen soll an geeigneter Stelle gesprochen werden.

Einlässlicher hat sich WALDEYER (36) mit der Frage beschäftigt. Bei ihm finden wir schon eine detaillirte Beschreibung feiner Entwicklungsvorgänge neben kritischer Zurückweisung aufgetauchter

falscher Ansichten. Seine Beobachtungen stammen in erster Linie von Säugethieren und Vögeln, ohne doch niedriger stehende Wirbelthiere ganz außer Acht zu lassen. Paralleles und Differentes bei den betreffenden Formen findet bei ihm die zukommende Würdigung. So bietet seine Darstellung ein anschauliches Bild des ganzen Herganges.

Und doch konnte auch er damals das letzte Wort in der ganzen Angelegenheit nicht sprechen, im Wesentlichen aus den gleichen Gründen, wie K. E. VON BAER. War auch die Technik seit der Zeit, da dieser lehrte, weit fortgeschritten, so ist sie doch seither wieder derart überholt worden, dass sie zu neuen Beobachtungen und neuen Fragen führen konnte. Und auch für WALDEYER lag das Corpus luteum nicht im Vordergrund des Interesses. Andere wichtige Fragen über den Eierstock mussten erledigt werden. Es mussten die Entwicklung des Ovarium, Bildung und Wachsthum des Eies, Herkunft der Follikelhüllen studirt werden; das Corpus luteum als Gebilde von geringerer Bedeutung musste zurücktreten.

Sind darum auch die Gesichtspunkte WALDEYER's in der Hauptsache noch heute grundlegend geblieben, so ist doch an manchen Stellen weitergebaut worden und manche Streitfrage, die damals nicht im Interesse der Forschenden liegen konnte, ist heute acut geworden. Zu welchen Kontroversen die Verfolgung der ganzen Angelegenheit Veranlassung gegeben hat, habe ich oben aus einander gesetzt. Dort habe ich auch meine Aufgabe auf diesem Gebiete näher präcisirt, und die besteht in der vergleichenden Untersuchung der Schicksale des geplatzten, entleerten Follikels in den verschiedenen Klassen der Wirbelthiere.

Aus dem Thema ergeben sich neben dem, was ich schon skizzirte, noch eine Reihe von Nebeninteressen.

Wenn wir absehen von der Verletzung der Uterusschleimhaut bei der Menstruation und bei der Losreißung der Decidua in der Geburt, wo in beiden Fällen eine dem betr. Gewebe im Grunde fremde Gewalt eine ursächliche Rolle spielt, ist das Platzen der Eifollikel die einzige physiologische Wundverletzung, und deren Heilung der einzige physiologische von anderen, dem Organismus fremden Einflüssen durchaus freie Vernarbungsprocess. Erfahrungen an diesem Objekt können recht wohl auch praktisch verwertbar werden. Es ist daher auch in dieser Hinsicht wünschenswerth, dass bestehende Irrthümer möglichst gründlich beseitigt werden.

Das Corpus luteum ist nichts Fremdes im Leben des Ovariums.

Seine Bildung ist ein wesentlicher Abschnitt desselben und nicht ohne dauernden Einfluss auf die Gestaltung des Eierstockes. Es kann andererseits selbst nur aus diesem letzteren, aus den funktionellen Eigenschaften des Ovariums hervorgehen und wirft dadurch seinerseits Licht auf das Werden und Vergehen dieses eigenthümlichen Organs.

In dieser, wie in so mancher anderen Beziehung steht ihm zur Seite jene andere Form der Rückbildung, wie sie am uneröffneten Follikel auftritt, die Atresie. Es lag Anfangs nicht in meiner Absicht, auch diese zu berücksichtigen. Abgesehen von den Schwierigkeiten, die sich bei der Verschiedengestaltigkeit dieses Processes einer vollständigen Übersicht entgegenstellen, abgesehen von der Verzögerung, die sich dadurch nothwendigerweise im Abschluss meiner Arbeit ergeben musste, ist unsre Kenntnis von der Follikelatresie durch die oben angeführte Reihe von Arbeiten, denen sich zahlreiche andere anschließen, über den größten Theil der Wirbelthiertypen ausgedehnt worden; zudem treten hierbei keine Streitpunkte von der Schärfe auf, wie sie beim Corpus luteum sich geltend machen. Nun boten mir aber meine Präparate von verschiedenen Thierformen eine solche Fülle von Beobachtungsmaterial über diesen Process, dass ich unwillkürlich zu seinem Studium gezwungen wurde. Vor Allem gilt dies für die Anammier, aber auch in hohem Maße für Säugethiere, speciell für den Menschen. Bei allen untersuchten Objekten wurde ich direkt dazu gedrängt, Vergleiche anzustellen zwischen der Degeneration geschlossener Follikel und dem Corpus luteum; ich wurde oft gezwungen, differential-diagnostische Momente zwischen den beiden vielfach verwandten Vorgängen zu fixiren. Ist ja doch die Ähnlichkeit beider so groß, dass VON KÖLLIKER (15) sich veranlasst sah, von Corpora lutea atretica zu sprechen, wie schon zuvor auch PALADINO (23) unter Corpus luteum spurium den atretischen Follikel verstanden wissen wollte. Diese Analogien beschränken sich nun keineswegs auf die Säugethiere, von welchen die beiden eben genannten Autoren reden; sie ziehen sich durch die ganze Reihe der Vertebraten hindurch bis zu den niedersten Formen.

All diese Momente bewogen mich, die vorliegende Arbeit durch Aufnahme der Untersuchungen über die Follikelatresie zu erweitern und zu vervollständigen. Ich kann auch auf diesem Gebiet eine Reihe neu beobachteter Thatsachen beibringen, und wo die Ausbeute an Neuem gering ist, mag immerhin die Vergleichung mit den einschlägigen Ergebnissen der Litteratur in mancher Hinsicht das Verständnis des Ganzen fördern.

Dazu lockte mich noch eine andere Erwägung. In keinem anderen thierischen Organ treten physiologische Rückbildungsvorgänge in so augenfälliger Weise uns entgegen, wie gerade im Wirbelthier-ovarium. Die wunderbare Erscheinung, dass Theile des Organismus, wenn sie ihren Zweck erfüllt haben oder auch ohne dahin gelangt zu sein, untergehen, um neuen ähnlichen Bildungen Platz zu machen, ist nirgends so deutlich zu verfolgen, wie gerade hier. Diese Erkenntnis war es, die auch PALADINO (22, 23) gereizt hat, seine Ideen vom kontinuierlichen Untergang und der fortwährenden Neubildung des Eierstocksparenchyms aufzustellen. Geht diese Anschauung, was den letzten Punkt anbetrifft, für Mensch und andere höhere Wirbelthiere zu weit, so hat sie doch entschieden principielle Gültigkeit für die niederen Vertebraten. Nur eins ist dabei zu beachten: Mit der Degeneration vermag die Regeneration nicht Schritt zu halten, und über kurz oder lang behauptet schließlich erstere allein das Feld. Wir erblicken darin das Gegenstück des in der ontogenetischen Entwicklung den Organismus aufbauenden Princip, den Ausdruck einer destruktiven Macht, die schließlich die Wirkung jenes Princip vernichtet.

Es liegt hierin ein biologisches Gesetz von hoher Bedeutung. Und von großem Interesse war es für mich den Spuren desselben nachzugehen, da wo sie uns wie im Ovarium so offenkundig sich darbieten. Wollte ich das in vollem Maße, so musste ich die beiden Hauptsächlichungsformen der Rückbildung im Eierstock in den Kreis meiner Betrachtung ziehen.

Das Herbeiziehen von Untersuchungsmaterial aus den verschiedenen Abtheilungen der Vertebraten wird von selbst auch eine Vergleichung der Resultate mit Rücksicht auf die Stellung der verschiedenen Thierformen zu einander erlauben. Denn so gut, wie aus der Betrachtung der fertigen Formbestandtheile, müssen sich auch aus der Gegenüberstellung verwandter Entwicklungsvorgänge, auch postembryonaler, Parallelen ziehen und Schlüsse ableiten lassen auf die gegenseitigen Beziehungen der Organismen.

Damit habe ich die Gesichtspunkte, die sich mir im Verlauf meiner Arbeit successive darbieten, skizzirt und die Ziele meiner Untersuchungen dargelegt. Sie waren es, die schließlich auch bestimmend sein mussten für die Beschaffung des Materials und dessen Verarbeitung.

In keinem Falle habe ich mich damit begnügt, lediglich auf

Litteraturangaben abzustellen, sondern stets ging mein Bestreben dahin, an eigenen Präparaten mir ein Urtheil zu bilden. Das war natürlich direkt geboten, wo keine anderen Untersuchungen den meinen vorausgegangen waren, es zeigte sich aber auch dort, wo andere Beobachtungen vorlagen, als nothwendig. Denn wie schon gesagt, decken sich die Anschauungen der verschiedenen Autoren keineswegs.

Die Sammlung eines in diesem Sinne ausreichenden Materials war theilweise nicht ohne Schwierigkeiten und erheblichen Zeitverlust möglich. Auch musste ich mich öfter mit dem begnügen, was mir der Zufall in die Hand gab. Doch haben mir auch liebenswürdige Kollegen durch Zuwendung wichtiger Objekte die Arbeit gefördert, wofür ihnen insgesamt an dieser Stelle mein wärmster Dank ausgesprochen sei. All das gewonnene Material wurde natürlich nur zur Verwendung genommen, wenn es den strengen Anforderungen für meinen Zweck entsprach.

Es ist selbstverständlich, dass aus der großen Zahl der Wirbelthierarten nur Typen herausgegriffen werden konnten als Vertreter größerer, in sich geschlossener Thiergruppen. Nicht bei allen ist mein Material von gleicher Vollkommenheit, doch überall ausreichend, um die auftauchenden Specialfragen zu beantworten. Ich verhehle mir dabei nicht, dass bei der Mannigfaltigkeit der Formen einer Thiergruppe auch manche Verschiedenheiten im Detail der hier besprochenen Vorgänge sich zeigen mögen. Es wird auch wohl eine spätere Untersuchung an anderen Objekten nicht überall nur Übereinstimmendes feststellen können. Doch davon bin ich überzeugt, dass es an meinem Material gelingt, die leitenden Grundzüge jener physiologischen Rückbildungsvorgänge am Wirbelthiereierstock zu fixiren. Ein weiterer Ausbau wird da und dort wünschenswerth erscheinen, ohne indessen eine Verschiebung der Grundlagen zu bringen.

Einige Bemerkungen über die angewandte Technik im Allgemeinen seien hier vorausgeschickt; denn für die Verfolgung eines einheitlichen Planes musste auch die Arbeitsweise eine möglichst einheitliche sein.

Wer je den geschlechtsreifen Eierstock von Wirbelthieren mikroskopisch bearbeitet hat, der weiß, welche unangenehmen Schwierigkeiten dies Objekt der Technik entgegenstellt. Bei den großen Säugethierovarien sind die ausgedehnten Follikel, eingestreut im äußerst derben Stromagewebe, das zudem von mannigfachen Narben durchsetzt wird, der Anfertigung von Serien feinsten Schnitte in hohem

Maße hinderlich. Das ist nicht minder der Fall bei den übrigen Wirbelthieren mit den dotterreichen Eiern im häutigen, derbfaserigen Ovarialgewebe. Dazu bieten die Corpora lutea, und zwar nicht nur die großen oft blutdurchtränkten der Säugethiere, und die untergehenden Follikel, also gerade die speciellen Untersuchungsobjekte selbst, der Bearbeitung neue beträchtliche Hindernisse, die nur unter namhaftem Zeitverlust durch besondere technische Kunstgriffe, und auch dann oft unvollständig, beseitigt werden konnten. Trotz Allem ist es mir gelungen, den Anforderungen, die ich an die Präparation stellte, an allen Objekten vollauf zu genügen. Ich besitze auf allen untersuchten Gebieten zusammenhängende Serien von einer Schnittdicke von $5\ \mu$ und klarer Zeichnung der Farben.

Eine Reihe der zu untersuchenden Fragen musste schon bei der vorbereitenden Technik, speciell bei der Fixirung berücksichtigt werden. Es spielen bei den Rückbildungsvorgängen des Eierstockes Fette und ähnlich sich verhaltende Substanzen eine nicht unwesentliche Rolle. In allen Fällen war also die Beiziehung von Übersmiumsäure zur Fixation geboten, um zu verhindern, dass die genannten Stoffe im Verlauf der weiteren Behandlung verloren gingen. Dass die Anwendung dieses Mittels manche Nachtheile hat, ist bekannt. Es dringt langsam in die Gewebe ein und seine Wirkung ist wenig tief, dazu in verschiedener Entfernung von der Oberfläche ungleich. Lösungen mit Übersmiumsäure eignen sich daher nur für kleine Objekte; auch hier noch wirkt indessen ein großer Gehalt von Fett und verwandten Stoffen ungünstig auf die Konservirung der anderen Gewebsbestandtheile. Das war nun gerade für mein Objekt ein schwerer Nachtheil. Gerade die Eierstöcke enthalten in ihrem Dotter z. B. eine große Summe von Material, welches das Osmium in sich niederschlägt. Andererseits war es ein Hauptfordernis für meine Zwecke, die ja oft recht großen Follikel im unfixirten Zustande nicht zerlegen und aus dem Zusammenhang mit dem übrigen Ovarialgewebe nicht herauslösen zu müssen. Dieser Übelstand verlangte also nothwendig Beseitigung. Ein anderer Nachtheil der Übersmiumsäure, nämlich der, dass sie eine gute Färbung sehr erschwert, wurde zwar oft auch unangenehm empfunden, konnte aber bei den auf der anderen Seite sich bietenden Vortheilen der Osmiumpräparate leichter in Kauf genommen werden.

Weiterhin musste bei der Fixirung darauf Bedacht genommen werden, dass bei den fertigen Präparaten eine möglichst scharfe Unterscheidung von Epithel und Bindegewebe geboten werde. Es

ist erwiesen, dass dies trotz Anwendung sogenannter specifischer Färbemethoden durchaus nicht bei jeder Konservirung in gleichem Maße der Fall ist. Ganz ungünstig wirken in dieser Beziehung der absolute Alkohol und die MÜLLER'sche Flüssigkeit, zwei Reagentien, die sonst wohl geeignet sind, größere Objekte gleichmäßig zu durchdringen; sie kamen daher außer Betracht. Günstiger sind KLEINENBERG'sche und ZENKER'sche Flüssigkeit, Formalin und Sublimat, wenn auch hier die Wirkung keine vollkommene ist. Letzteres Mittel dringt wenig tief ein, ist also für große Objekte nicht anwendbar und wurde, weil bei einer vergleichenden Untersuchung auch gleiche Methoden angewandt werden müssen, nur selten nebenbei verworthen. Dasselbe gilt mehr oder weniger auch für die beiden erstgenannten Mischungen.

Nach meinen bisherigen Erfahrungen eignet sich für den speciellen Zweck der Deutlichmachung des Bindegewebes am besten Fixirung mit FLEMMING'scher Lösung, die zudem den schon hervorgehobenen Vortheil der Osmiumwirkung mitbringt. Doch auch ihr Wirkungsgebiet ist auf wenige Millimeter der Oberfläche beschränkt; auch ihre Anwendung erschwert manche Färbemethode, was zwar theilweise durch ihre eigene Färbekraft paralysirt wird. Mit vielen anderen Fixirungen hat sie ferner noch das gemein, dass sie die Objekte spröde macht, was später in Rissen an den Schnitten sehr unliebsam bemerkbar wird. Es sind neben den großen Dottermassen der Eier namentlich die Corpora lutea verschiedener Thiere, an welchen diese Erscheinung vorzugsweise zu Tage tritt. Auch dieser Übelstand musste oft um anderer Vorthteile willen mit durchschlüpfen.

Gerade in dieser Beziehung leistet nun Formalin Vorzügliches. Die damit behandelten Objekte nehmen schon makroskopisch eine derbe, lederartige Beschaffenheit an, und die gleiche zähe Geschmeidigkeit erhält sich auch bei geeigneter Weiterbehandlung an den Schnitten. Es giebt unter dieser Voraussetzung sogar an großen Corpora lutea und sehr dotterreichen Eiern der Vögel und Reptilien befriedigende Resultate. Ein weiterer Vorzug des Formalin ist der, dass es auch die größten der untersuchten Ovarien in unverletztem Zustande gut und gleichmäßig durchdringt. Dabei zeigt sich besonders, dass es in den großen vesiculären Follikeln der Säugethiere jene so leicht eintretende, störende Ablösung des Epithels sicherer als irgend ein anderes Fixirungsmittel verhindert. Es war also bei vielen Amnioten seine Anwendung direkt geboten; und war sie

es hier, so war sie es nicht minder bei dem anderen Material, das mit jenem in Vergleich treten sollte.

Ein Nachtheil des Formalin ist, dass es nur langsam fixirt und dass daher manches zellhistologische Detail verloren geht. In unserem Falle ist dieser Umstand nur in so weit störend, als eine gute Fixirung von Mitosen mit Formalin nicht sicher zu erreichen ist. Die übrigen Fällungserscheinungen sind indessen durchaus befriedigend, und wo Kerntheilungen nicht sicher festgehalten erscheinen, ist eine Kontrolle durch andere Reagentien leicht vorgenommen.

Die Formalinbehandlung bietet überdies mehr als irgend eine andere Fixierungsmethode die Möglichkeit der Kombination. Bekannt ist, dass nach durchgeführter Formalineinwirkung die GOLGI'sche Färbemethode gute Resultate liefert. Eben so gut gelingt danach eine Osmirung der Präparate. Unterwirft man Objekte, die mit Formalin durchfixirt sind, einer Nachbehandlung mit FLEMMING'scher Lösung, so erhält man, abgesehen von den mitotischen Figuren, deren Restaurirung nachträglich nicht mehr erfolgen kann, die Vortheile beider Präparationsmethoden vereinigt. Das Formalin bewahrt den Objekten ihre Geschmeidigkeit, die später durch Chromosmiumsäure nur wenig beeinträchtigt wird. Die Form, die gerade bei Organen mit großen Höhlungen oft so sehr leidet, wird dadurch in tadelloser Weise bis ins Detail erhalten. Wir können auch bei großen Objekten die Ovarien in toto fixiren und nach vollzogener Formalinbehandlung ohne Schaden Theile von beliebigen Dimensionen dem Ganzen entnehmen, um sie in FLEMMING'sche Lösung einzulegen. Ich erhielt auf diese Art sowohl die Osmirung der Fettsubstanzen, wie den differenzirenden Einfluss der Chromosmiumsäure auf Epithel und Bindegewebe. Bemerken muss ich dabei, dass die Tiefenwirkung der FLEMMING'schen Lösung bei Formalinpräparaten noch geringer ist als bei frischem Material. Diesem Umstand kann leicht Rechnung getragen werden, weil die Wahl der nachzufixirenden Theile bei Formalin sehr bequem ist. Denn, wie man weiß, konservirt dieses Mittel sehr deutlich auch das makroskopische Aussehen der Objekte nach Form und Farbe für längere Zeit. Es gelingt daher auch an solchen Präparaten oft werthvolle Beobachtungen mit bloßem Auge zu machen und durch Zeichnung festzustellen, wie ich dies vielfach thun konnte.

Mein Vorgehen war daher in der Fixirung folgendes: Die frischen Objekte wurden bei sorgfältiger Vermeidung von Verletzung der wichtigen Theile in eine 4%ige wässrige Lösung von Formalin eingelegt, und

blieben bei öfterem Wechsel der Flüssigkeit je nach Größe zwei bis acht Tage, wenn nöthig noch länger darin liegen. Auch ein darüber hinaus gehendes Verweilen in Formalin (2—4%ige Lösung) ist ohne Schaden. Bei einem menschlichen Ovarium z. B., das, bevor ich es erhielt, vier Jahre lang in dieser Lösung aufbewahrt worden war, erhielt ich noch durchaus gute Chromosmiumwirkung. Ich halte danach eine Aufbewahrung der Formalinpräparate in Formalin für geeigneter als die Überführung derselben in Alkohol für längere Dauer.

War die Fixirung mit Formalin so weit durchgeführt, dass eine Schädigung der Präparate bei eventueller Zertheilung nicht mehr zu befürchten stand, war insbesondere bei großen Follikeln der Liquor, bei großen Eiern der Dotter vollkommen coagulirt (was Wochen in Anspruch nehmen kann), so wurden passende Stücke — bei großen Objekten in der Regel flache Scheiben — für ein bis zwei Tage in FLEMMING'sche Lösung gebracht. Es konnte dabei geschehen, dass sich dünne Scheiben darin etwas warfen. Das konnte indessen durch geeignete Handgriffe leicht verhindert werden, und war zudem von geringem Einfluss auf die Güte des Materials. Die Weiterbehandlung der Objekte geschah nach den von der Chromosmiumsäure her bekannten Regeln.

Wo die Kleinheit der Gegenstände es zuließ, wurden Kontrollpräparate nach andern Methoden, unter Anderem auch direkt in FLEMMING'scher Lösung fixirt.

Alle Präparate wurden thunlichst rasch für das Schneiden zubereitet, da gerade meine Untersuchungsobjekte durch längeres Liegen speciell an Schnittfähigkeit sehr einbüßen.

Wie schon angedeutet, waren für meine Zwecke gleichmäßige Schnittserien von 5 μ unbedingt erforderlich, also konnte für die Einbettung nur Paraffin in Betracht kommen. Damit zeigten sich aber auch die Nachtheile dieser Methode, die mit der Größe der Schnitte — es mussten mitunter solche von mehreren Quadratcentimeter Fläche angefertigt werden — erheblich wuchs. Die oft an sich schon spröden Objekte wurden durch die Paraffinbehandlung oft so brüchig, dass ein regelrechtes Schneiden manchmal zur Unmöglichkeit wurde. Da half es nichts, dass ich den Alkohol durch andere wasserentziehende Mittel zu umgehen versuchte, z. B. durch Eisessig; es blieb sich gleich, ob ich zur Überführung in Paraffin Bergamottöl, Chloroform oder Xylol benutzte. Mit Celloidin waren Schnittserien von genügender Feinheit nicht zu erzielen, auch nicht

bei Einschluss des Blockes in Paraffin und anderen Methoden, das Celloidin zu härten. Einzig die FIELD-MARTIN'sche Kombination von Celloidin und Paraffin-Durchtränkung mit einer Lösung beider in Toluol- abs. Alkohol und nachfolgender Paraffineinbettung gab auch bei den schwierigsten Objekten befriedigende Resultate. Damit gelang es mir auch die stark blutreichen menschlichen Corpora lutea und die großen Eier der Sauropsiden in Serien von 5 μ Schnittdicke zu zerlegen, natürlich vorausgesetzt, dass auch die vorangehende Behandlung angemessen war. Freilich blieb auch hier ein Übelstand nicht immer aus: Die durch die Behandlung speciell die Einbettung bedingte Schrumpfung konnte bei Organen von so verschiedener Konsistenz, wie es die geschlechtsreifen Säugethierovarien sind, nicht in allen Bestandtheilen gleichmäßig sein, und das machte sich bei der Schnittbehandlung geltend in unbequemen Faltungen der Präparate. Passend angebrachte Entlastungseinschnitte konnten immerhin auch hierbei Manches korrigiren.

Die gewonnenen Paraffinschnitte wurden stets auf Objektträger oder Deckgläser aufgeklebt und zwar mit destillirtem Wasser, das mir jetzt wie früher stets vollkommen ausreichende Dienste leistete und die Färbung nicht stört. Die Methode ist sicher auch bei osmirten Präparaten, wenn die Schnittdicke unter 10 μ bleibt. Dickere Schnitte kommen in Gefahr durch Säuren und Alkalien abgelöst zu werden, während feinere allen möglichen Färbungen ausgesetzt werden dürfen, reine Gläser natürlich vorausgesetzt.

Eine ganz besondere Sorgfalt wurde endlich der Färbetechnik zugewendet. Einseitige Färbung giebt einseitige Resultate, und diese ziehen Irrthümer nach sich. Ich habe darum eine große Anzahl verschiedener Methoden angewandt, um in allen Punkten, die bei einer Färbearbeit unklar blieben, Sicheres zu erfahren. Ich habe an einem anderen Orte (6, pag. 35) meine Anschauungen und Erfahrungen über die Anwendung der Farben niedergelegt und danach habe ich auch jetzt gehandelt.

In vielen Fällen habe ich behufs vorläufiger Orientirung mit der bequemen Durchfärbung mit Boraxkarmin oder Parakarmin gearbeitet, die ja für sich allein gute Kernbilder geben und mit geeigneten Protoplasmafarben, z. B. mit Anilinblau, schön kontrastiren. Sollte später die Anwendung anderer Färbungen die Entfernung des Karmins aus den Schnitten wünschenswerth machen — für Hämatoxylinfärbungen ist dies meist nicht erforderlich — so kann dies rasch und schadlos durch Eau de Javelle oder auch durch verdünnten Liquor ferri sesquichlorati geschehen.

Meist indessen konvenirte mir besser eine specielle Schnittfärbung, vorzüglich mit Hämatoxylin. Der Einfachheit wegen arbeitete ich viel mit dem Gemisch von HANSEN, dessen Resultate sehr brauchbar sind. Daneben benutzte ich in allen Fällen, wo ich besonders scharfe Zeichnungen erzielen wollte, die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylin-Eisenlackfärbung, von deren Vortrefflichkeit ich mich stets von Neuem überzeuge. Gleichmäßig dünne Schnitte vorausgesetzt, giebt es kaum Präparate, wo sie nicht bei der Möglichkeit, die Intensität der Farbe nach Belieben abzustufen, durchaus klare Bilder giebt. Nur bei einzelnen Säugethierovarien, speciell vom Menschen, wo die Corpora lutea stark mit Blut oder Blutfarbstoff infiltrirt sind, stört die Überladung eben dieses Blutreichthums mit der schwarzen Hämatoxylinfarbe. Diesen Übelstand vermeidet die von SOBOTTA angegebene Modifikation der Eisenhämatoxylinfärbung. Die damit gewonnenen Resultate sind ebenfalls recht gut brauchbar, stehen aber nach meinen Erfahrungen — ich kenne auch von SOBOTTA selbst gefertigte Präparate — an Klarheit merklich hinter denjenigen der HEIDENHAIN'schen Methode zurück.

Sind nun auch die genannten Färbungen vorzüglich und an Schärfe der Kernzeichnung unübertrefflich, so wäre es doch ein Irrthum, zu glauben, dass damit allein auszukommen sei: Auch die Intercellulärsubstanzen und das Zellprotoplasma verdienen alle Berücksichtigung, und je complicirter ein Präparat zusammengesetzt ist, um so zahlreicher müssen auch die Färbungen sein, die man bei seiner Enträthselung zu Rate ziehen muss. Die eben genannten Gewebstheile werden nun am besten hervorgehoben durch verschiedene Anilinfarben. Ich habe dieselben wie früher auch jetzt mit Vorliebe in sehr verdünnten wässrigen Lösungen angewandt, wobei die Stärke der Koncentration unwesentlich ist. Da bestimmt hervorzuhebende Theile des atretischen wie der geplatzten Follikel eine fast specifisch zu nennende Affinität zu Safranin zeigten, war der Gebrauch dieses Mittels zunächst geboten. Daneben kam besonders Kongoroth in ausgedehntem Maße zur Verwendung bei seiner Fähigkeit die Bindegewebtsfaser zu färben. Auch Eosin, Bordeauxroth, Anilinblau und viele andere wurden mit mehr oder weniger Erfolg für specielle Zwecke versucht. EHRLICH-BRONDI'sches Gemisch (von GRÜBLER in Substanz bezogen) lieferte bei Formalinfixirung gute Resultate; ungünstiger ist hierfür Fixirung mit Chromosmium-Essigsäure. Die durch VAN GIESON angegebene Färbmethode ist zur Darstellung des Bindegewebes aus frisch hergestellten Präparaten vorzüglich, leidet

aber in kurzer Zeit. Sehr gute Dienste leistete mir auch die Hämatoxylinfärbung nach MALLORY, wenn sie auch an meinem Objekt außer den Bindegewebsfibrillen noch andere Gewebsbestandtheile färbt.

Alle die angeführten Anilinfarben benutzte ich mit Vorliebe nach vorausgegangener Hämatoxylinfärbung, sei es nach HEIDENHAIN, sei es nach HANSEN, und die schönsten und klarsten Bilder erhielt ich stets durch eine derart kombinierte Methode.

In vielen Fällen erwies sich das geschwärzte Fett und seine Verwandten als störend. Da half ich mir so, dass ich von den in Reihen auf Objektträger aufgeklebten Schnitten einen Theil durch Terpentin entfärbte, einen anderen nicht. So erhielt ich Präparate mit und ohne osmirte Fettsubstanzen neben einander.

Besondere Sorgfalt wurde der Auswahl und Anfertigung der Illustrationen gewidmet. Von den in der Regel sehr zahlreichen Schnitten, die ähnliche Entwicklungsstufen zeigten, habe ich diejenigen ausgesucht, welche am vollständigsten alle für einen bestimmten Zustand charakteristischen Erscheinungen aufwiesen. Um dem auch in der Zeichnung Rechnung zu tragen, wurden dieselben in einer entsprechend übersichtlichen Vergrößerung ausgeführt. Dadurch hoffe ich erreicht zu haben, dass die beigegebenen Tafeln trotz einer selbstverständlichen Ökonomie des Raumes ohne Wiederholungen des Stoffes das Besprochene vollständig zur Darstellung bringen. Bei Anfertigung der Originale verfuhr ich wie früher; mit ABBÉ'schem Zeichenapparat und Anwendung der ZEISS'schen Apochromatsysteme entworfen, wurden sie unter steter Kontrolle mit stärkeren Vergrößerungen, in der Regel Immersion 2 mm, ausgeführt.

Zwei eingefügte Textabbildungen sind als Übersicht bei ganz schwachen Vergrößerungen nach photographischen Aufnahmen vom Präparat hergestellt.

Im Nachstehenden sollen vorläufig die Verhältnisse bei Cyclostomen und Knochenfischen Besprechung finden. Weitere Publikationen über die anderen Wirbelthierklassen sind in Arbeit und ihre Fertigstellung wird erfolgen, sobald anderweitige dringende Verpflichtungen des Verfassers erledigt sind.

Rückbildung des geplatzten Follikels (»Corpus luteum«).

A. Cyclostomi.

Über die Vernarbung des entleerten Follikels oder mit anderen Worten über das Corpus luteum bei Cyclostomen giebt die Litteratur keinerlei Aufschluss. Ich war also hier ganz auf eigene Beobachtungen angewiesen.

Material zur Untersuchung besitze ich von *Petromyzon Planeri* und *Myxine glutinosa*. Die Neunaugen erhielt ich durch die Freundlichkeit meiner Kollegen vom hiesigen zoologischen Institut. Dieselben stammen aus dem Zürichsee und sind Ende April, also mitten in der Laichzeit gefangen worden. Die Laichperiode dauert bekanntlich für das einzelne Exemplar je nach Witterung einige Wochen, wohl im längsten Fall höchstens zwei Monate. Gefangene Thiere in Gläsern gehalten, legten in denselben während etwa 14 Tagen eine größere Anzahl Eier, vielleicht circa 100 Stück pro Exemplar. Dabei erfolgt die Eiablage nicht auf einmal, sondern ähnlich wie auch bei Tritonen einzeln in Zwischenräumen. Demnach durfte ich bei den beobachteten Weibchen eine größere Zahl geleerter Follikel in einer fortlaufenden Reihe von Rückbildungsstadien erwarten. Eine absolute Zeitbestimmung des Alters der einzelnen Stufen war auf diese Weise natürlich nicht zu gewinnen; eine solche ist wohl bei diesen Thieren überhaupt kaum möglich, hat auch bei der Abhängigkeit ihrer Lebenserscheinungen von der Außentemperatur wenig Werth. Doch zeigte die Untersuchung der Präparate, dass die relative Altersbestimmung der Corpora lutea unter einander bei der Einfachheit und Klarheit ihres Bildungsganges leicht und zuverlässig gelingt.

Myxine-Ovarien erhielt ich durch die Güte des Herrn Professor FELIX. Es handelte sich um ausgewachsene Thiere, deren Eierstücke eine Anzahl großer Eier, doch keine Zeichen einer vorausgegangenen Laichperiode enthielten.

Der gröbere Bau des Ovariums bei den genannten Cyclostomen ist bekannt. Bei *Myxine* ist es eine einfache Platte, ähnlich dem Ligamentum denticulatum des Rückenmarkes vom Menschen, an dessen Spitzen frei in die Bauchhöhle hängend die großen Eier befestigt sind, während an den Seitenflächen kleinere Eier sich anfügen. Die Platte heftet sich ventral der Chorda an der dorsalen Bauchwand fest. Ich will der Kürze halber dieselbe als Ovarialplatte, *Lamina ovarii* bezeichnen.

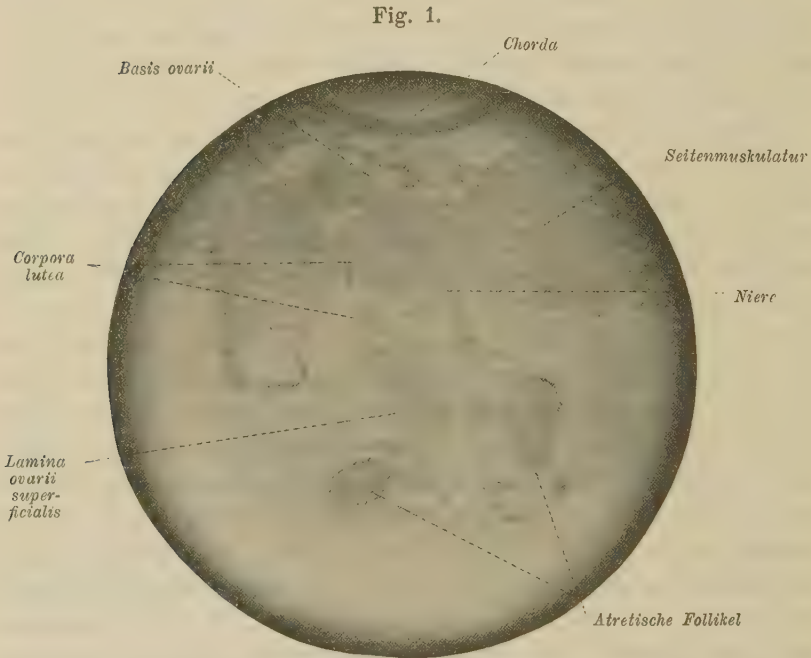
Die weibliche Geschlechtsdrüse von *Petromyzon* erinnert in vieler Beziehung an die Verhältnisse bei Urodelen. Sie hat bei oberflächlicher Betrachtung große Ähnlichkeit mit einer Hemdkrause aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts. Ihre Anheftung zieht sich ventral der Chorda zwischen den beiden Nieren durch die ganze Leibeshöhle. Sie bildet auf dem größten Theil ihres Verlaufes ein einheitliches Organ dorsal vom Darmrohr mit sehr zahlreichen Lappchen verschiedener Größe. Eine ursprünglich jedenfalls vorhandene Metamerie parallel der Segmentirung anderer Körpertheile ist nicht mehr deutlich; wohl aber ist die symmetrische Anlage noch besonders an den beiden Enden der Drüse daran zu erkennen, dass sie in zwei Hälften gespalten ist, die zwischen sich das bis zur Chorda reichende freie Darmmesenterium einfassen.

Schon makroskopisch sind die an den Fransen des Ovariums sitzenden dicht gedrängten Follikel der reifen Eier etwa in der Größe von 0,8 mm erkennbar. Auch entleerte Follikel sind wenigstens für Lupenbetrachtung zu sehen als dünne durchsichtige Häutchen, deren Zahl um so größer ist, je weniger eihaltige Follikel mehr vorhanden sind.

Die gröberen Verhältnisse des Ovarium übersieht man bei circa siebenfacher Vergrößerung auf der umstehenden Textfig. 1. Dieselbe ist ein Theil des Querschnittes eines ganzen Thieres nach Wegnahme des Darmes und der ventralen Körperwand. Die allgemeine Orientirung wird durch die Bezeichnungen gegeben. Ventral von der Chorda, wo in pigmentirtem Bindegewebe Aorta und beide Kardinalvenen liegen, heftet sich das Ovarium mit ziemlich breiter Basis an, und strebt zwischen den beiden Nieren, deren Kammern hier deutlich zu sehen sind, in die freie Leibeshöhle. Wie man sieht, stellt das Ovarium einen hohlen Sack mit vielen Lappen dar, von welchen hier einer (in der ventralen Mittellinie gelegen) nicht in Verbindung steht mit den übrigen. Der Sack wird gegen das Cölom hin abgeschlossen durch eine dünne Haut, die ich als oberflächliche Ovarialplatte, *Lamina ovarii superficialis* bezeichne, im Gegensatz zur Basalplatte, mit welcher das ganze Organ fest sitzt. In dieser Oberflächenplatte des Ovariums sind die Follikel derart eingefügt, dass ihr größter Theil in das Innere des Eierstockes vorspringt. Die großen Follikel der Abbildung enthalten alle Eier im Beginne der Atresie; daneben sind größere und kleinere Corpora lutea sichtbar. Das Innere des Ovariums enthält in der Nähe der Basisplatte wenig lockeres Bindegewebe, der ganze übrige Theil er-

scheint hohl und wird nur von einzelnen schmalen Bindegewebszügen, Trabekeln, durchsetzt. Nach den Beobachtungen bei starker Vergrößerung zirkuliert in diesem Binnenraum eine sehr substanzarme lymphöse Flüssigkeit, er ist also als Sinus lymphaticus ovarii zu betrachten. Derselbe ist übrigens nicht für das ganze Ovarium ungetheilt, sondern zerfällt nach den Lappen des Organs in einzelne Abschnitte und Buchten.

Die Wand des Ovarialsackes von *Petromyzon Planeri* hat eine



Querschnitt durch Ovarium und Nachbarorgane von *Petromyzon Planeri* mit Entfernung des Darmes. Formalin. Hämatoxylin-Safranin. Vergr. 7:1 (nach Mikrophotographie).

Dicke von $4-8\ \mu$. Sie besteht in der Grundlage aus einer Schicht sehr fein verfilzter Bindegewebsfasern mit relativ vielen Zellen, der eigentlichen oberflächlichen *Lamina ovarii*. Die Zellen sind rundlich oder länglich von einer ungefähren Größe von $6-7\ \mu$ mit einem stark chromatinhaltigen Kern von etwa $4\ \mu$ Durchmesser (vgl. Fig. 7 auf Taf. VI *L.O.s*). Diese Bindegewebsplatte wird durchzogen von kapillären Blutgefäßen, welche aus größeren Blutgefäßen des Ovarialinnern stammen. Letztere sind eingelagert in die den Hohlraum

durchziehenden Trabekel und treten mit diesen an die Eierstockswand heran (Fig. 7 *V*).

Die Lamina ovarii superficialis wird auf der Seite der Cölohmöhle überkleidet von einer Schicht stark abgeflachter Zellen, dem Eierstocks- oder Ovarialepithel, an dessen mit dem Cölolepithel gemeinsamer Abstammung kein Zweifel besteht. Ein ganz ähnliches Epithel grenzt die Ovarialplatte ab gegen den Binnenraum des Eierstockes. Es ist dasselbe, was O. SCHULTZE (29) bei Amphibien als Innenepithel des Ovariums bezeichnet. Da meiner Ansicht nach der Hohlraum des Eierstockes von Petromyzon ein Lymphraum ist, so ist dies Innenepithel die Auskleidung des letzteren und verdient die Bezeichnung Sinusepithel.

Um zur bindegewebigen Ovarialplatte zurückzukehren, finden wir diese nicht durchweg gleichförmig gebaut. Gegen die begrenzenden Epithelschichten setzt sie sich ab durch eine dichtere Lage von Bindegewebe mit abgeflachten Zellen, die vereinzelt liegen. Die breitere, lockere Zwischenschicht enthält zahlreichere rundliche Elemente, häufig in Gruppen beisammen. Oft sieht man solche Zellgruppen von flacheren Zellen schalenartig umgeben.

An der oberflächlichen Ovarialplatte sind die Eier in ähnlicher Weise befestigt, wie dies auch bei Amphibien der Fall ist (vgl. O. SCHULTZE [29]). Große Follikel ragen, wie schon gesagt, mit dem weitaus größten Theil ihrer Cirkumferenz in die Höhle des Eierstockes hinein, und sind nur an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche mit der Ovarialwand verbunden. An dieser Stelle wird der Follikel außen vom Eierstocksepithel bekleidet, während fast der ganze übrige Theil vom Sinusepithel überzogen wird. Zwischen den beiden Epithelschichten geht das Stroma der Lamina ovarii über in den bindegewebigen Theil der Follikelhülle.

An diesem letzteren, der Theca folliculi, lassen sich trotz ihrer Feinheit — die ganze Follikelwand des reifen Eies misst kaum 2μ — zwei Schichten unterscheiden, eine äußere derbere (Fig. 1 *Th.e*) und eine hellere innere (*Th.i*). Beide enthalten Kerne, die erstere ganz flache, die innere längsovale, und werden durch feine Lamellen da und dort in konzentrische Schichten zerlegt. Die innerste Lage ist durch eine sehr feine, aber scharfe Linie, eine Membrana propria vom Follikelepithel getrennt, das sich als eine Schicht äußerst abgeflachter, weit aus einander gezogener Zellen zwischen Theca und Ei einschiebt. Von letzterem ist in der Fig. 1 nur die Eihaut, Oolemma (Zona pellucida; Chorion der älteren Autoren) dar-

gestellt. Diese übertrifft an Dicke die Follikelhülle um mehr als das Doppelte, wie aus der Abbildung ersichtlich ist. Sie besteht aus zwei Schalen, einer inneren anscheinend homogenen Lage und einer äußeren mit sehr feinen dichten Radiärstrichen. Die beiden verhalten sich auch Färbungen gegenüber verschieden; im Allgemeinen ist die äußere Schicht für Farbstoffe empfänglicher als die innere. Doch gehören, wie speciell aus den Vorgängen bei der Follikelatresie hervorgeht, beide offenbar auch genetisch zusammen.

Der Eikörper grenzt sich nach außen durch eine dem Oolemm sich dicht anschließende und von ihm nur durch exakte Färbungen und hohe Vergrößerung zu unterscheidende feine Linie ab. Dieselbe gehört, nach ihrem färberischen Verhalten und ihren Verbindungen mit dem Eiprotoplasma zu schließen dem Ei selbst an, als eine dichtere Protoplasmaschicht, als *Membrana vitellina* der Autoren. Auf sie folgt direkt der Dotter. Beide sind in Fig. 1 nicht berücksichtigt, indessen theilweise in Fig. 15 Taf. VII zu sehen. Eine in den Hauptpunkten übereinstimmende Beschreibung giebt hiervon OWSIANNIKOW (21).

Das eben Beschriebene ist bei *Petromyzon* nur bei den stärksten Vergrößerungen erkennbar, und auch dann macht das Studium Schwierigkeiten. Ich füge darum zur bequemerer Übersicht in Fig. 2 ein Stück der Follikelwand von *Myxine glutinosa* bei, die in größerem Maßstabe ähnliche Verhältnisse zeigt. Die Proportionen dieser Gebilde beider Thiere werden klar, wenn man weiß, dass Fig. 1 dreimal so stark vergrößert ist wie Fig. 2.

Das mehr als $1\frac{1}{2}$ cm lange Ei hängt am freien Rande der Ovarialplatte, die in der Figur im Querschnitt zu sehen ist. Sie besteht aus dicht verfilztem feinfaserigen Bindegewebe mit relativ wenigen rundlichen Zellen. Auf beiden Seiten wird sie begleitet vom Eierstocksepithel (*OE*), das von ihr aus auf den Follikel übergeht. Mit der *Lamina ovarii* von gleichem Bau ist der äußere Theil der *Theca folliculi* (*Th.e*). Die *Theca interna* (*Th.i*) setzt sich zusammen aus mehreren concentrischen Lamellen dichten Bindegewebes mit flachen Kernen. Dazwischen liegen Schichten loser gefügter Fasern, die, wie sich aus Schnitten senkrecht zum abgebildeten ergibt, der Längsachse des Eies und somit auch der Längsrichtung des Ovariums parallel laufen. Eine innerste der oben erwähnten concentrischen Lamellen vertritt die Stelle einer *Membrana propria*, und ist wie die anderen ebenfalls mit schmalen Kernen versehen. Das Follikelepithel ist einschichtig und besteht aus niedrig-kubischen

bis zu 8μ hohen Zellen, die mehr als zur Hälfte von schönen Kernen eingenommen werden; ihr Protoplasma ist stark gekörnt, also in gefärbtem Zustande dunkel. Aufgefallen ist mir, dass bei diesem großen Ei eine Zona pellucida fehlt. Die glatte Epithelinnenfläche grenzt direkt an den Eikörper selbst, von dessen großen Dotterkugeln nur durch die dünne Membrana vitellina getrennt.

Zum Unterschied gegenüber *Petromyzon* sind also bei *Myxine* alle Schichten des Follikels erheblich dicker, wie das bei den größeren Dimensionen des Eies nicht verwundern darf. Auch die Details der einzelnen Lagen sind mannigfaltiger ausgearbeitet, doch bleibt das allgemeine Bauprincip in beiden Fällen dasselbe.

Wie früher bemerkt wurde, besitze ich nur von *Petromyzon* zweifellose geplatzte Follikel und zwar in großer Zahl. Die Beschreibung wird sich also im Folgenden an dieses Thier halten.

Hat das Ei seine Reife erlangt, so erfolgt unter sonst günstigen Umständen sein Austritt aus dem Follikel, und zwar durch Einreißen von dessen Wandung an derjenigen Stelle, wo dieselbe in die Lamina ovarii superficialis eingefügt ist. Das Ei gelangt so direkt in die Bauchhöhle und es bleibt zurück die gesammte Follikelhülle, wie sie oben beschrieben wurde. Deren Schicksal ist es, das uns hier weiter beschäftigen soll.

In Fig. 3 auf Taf. VI ist eines der jüngsten Stadien des geplatzten Follikels dargestellt, das mir in die Hände fiel. Das Ovarium selbst enthielt kaum noch ein Dutzend Eier, einzelne lagen frei in der Leibeshöhle. Der Follikel zeigt noch deutlich die Rissöffnung, welche die Kommunikation des Follikelinnern mit dem Cölom vermittelt. Der größte Theil des Gebildes ist umgeben vom Lymphsinus des Eierstockes.

In erster Linie ist eine bedeutende Verkleinerung des Follikels gegenüber dem ungeplatzten Zustande zu konstatiren. Beträgt der Durchmesser eines reifen Eies etwa 0,8 mm, so misst der abgebildete Follikel im Maximum 0,25 mm. Es finden sich übrigens auch solche von 0,4 mm und mehr Durchmesser. Die Ursache dieser Verkleinerung, die ich bei allen entleerten Follikeln beobachtete, liegt wohl hauptsächlich in einer Zusammenziehung der bindegewebigen Follikelhaut; denn bestimmte Ursachen für einen äußeren Druck lassen sich nicht nachweisen. Eine direkte Folge dieser Verminderung des Umfanges des Follikels ist es, dass seine sämmtlichen Wandschichten an Dicke erheblich zugenommen haben. Sowohl die Zellen des Eier-

stocksepithels (*O.E*) wie das Sinusepithel sind bedeutend weniger abgeflacht. Die Theca ist an den dünnsten Stellen über doppelt so dick wie zuvor, an anderen Stellen noch weit mehr. Ihre Schichtung in eine innere und eine äußere Lage tritt sehr deutlich hervor, sowohl durch den verschiedenen Charakter beider, wie auch durch eine stellenweise membranartig scharfe Grenzschrift zwischen ihnen. Das letztere ist kein neuer Befund, wenn man bedenkt, eine wie scharfe Scheidung durch ähnliche Bindegewebslamellen innerhalb der Theca eihaltiger Follikel besonders bei Myxine, aber auch bei Petromyzon bewirkt wird.

Die Theca externa (*Th.e*) ist von der Lamina ovarii im Bau kaum verschieden und geht direkt in diese über. Nur ein größerer Reichthum an Zellen, die an ihren dickeren Stellen ungefähr radiär gestellt sind, fällt in ihr auf. Sehr zellreich und äußerst arm an Zwischensubstanz — letztere ist auf Tangentialschnitten am deutlichsten — ist die innere Theca (*Th.i*). In ihr sind am meisten augenfällig die in der Regel einschichtig gelagerten Kerne von etwa $4\ \mu$ Durchmesser und reichem Chromatingehalt. Das Zellprotoplasma ist sehr hell und arm an färbbarer Substanz. Zellgrenzen sind nicht überall zu sehen; wenn vorhanden, umgeben sie runde Zellen von $8-10\ \mu$. In Folge dieser Beschaffenheit sticht die Theca interna gegen die äußere faserreiche durch größere Helligkeit stark ab. Die innere Begrenzung der Theca ist wie zuvor sehr scharf, es sei denn, dass Schrägschnitte durch eine ihrer zahlreichen Faltungen die Deutlichkeit verwischen. Sie stellt sich dar als deutliche Membran (*Mbr.pr*), die hier merklich dicker ist, als vor dem Austritt des Eies. Vereinzelte ganz flache Kerne geben ihr den Charakter einer selbständigen Bindegewebsschicht.

Das Innere des Follikels wird, abgesehen von einigen wenigen Lücken — größer als hier sind sie in anderen Schnitten desselben Objektes —, fast vollständig ausgefüllt vom zusammengeschobenen Epithel. Einzelne Zellen sind in ihren Umrissen noch vollkommen deutlich, und es lässt sich ihr Durchmesser auf ca. $10\ \mu$ bestimmen. Wandständige Zellen gruppieren sich öfter zu einer Lage, wie man sie an der tiefsten Schicht der Epidermis zu sehen gewohnt ist, centrale häufen sich in unregelmäßiger Weise. Das Zellprotoplasma ist meist grobkörnig getrübt, doch finden sich auch solche Zellen, die stark vacuolisirt sind, oder bei welchen der Leib durch Auflösung seiner Bestandtheile vollkommen hell erscheint. Mit Osmiumbehandlung lässt sich bei ähnlichen Follikeln in vielen Epithelzellen Fett

in kleineren und größeren Kügelchen nachweisen. Die Kerne variieren stark in Größe und Aussehen. Kleinere rundliche zeigen ein relativ blasses doch wohlgeformtes Gerüst. Andere sind in deutlichem chromatolytischen Zerfall begriffen, und vielfach sieht man in und zwischen den Zellen die Endprodukte dieses Vorganges in Form von Chromatinschollen zerstreut. Wieder andere Kerne sind stark vergrößert (bis über $10\ \mu$) und blass. Solche gequollene Kerne verlieren anscheinend ihr Chromatin durch Auflösung; denn man findet von ihnen alle Stufen bis zur leeren Kernmembran. Ist das letztere der Fall, so zeigt das Protoplasma besonders mit Anilinfarben einen homogenen, dunkeln Farbenton, offenbar in Folge Infiltration mit dem aus dem Kern ausgetretenen Chromatin.

Wir finden also auf dieser Stufe ein Epithel mit deutlichen Erscheinungen des Untergangs und eine Theca, an welcher außer einer beträchtlichen Verdickung und dem deutlichen Hervortreten einer Schichtung keine Vorgänge weder produktiver noch degenerativer Art sich abspielen; denn hier so wenig wie in andern Stadien habe ich irgend welche Form von Zellvermehrung in einem Theile des geplatzten Follikels gesehen.

Ein Fortschreiten dieses Processes zeigt sich in Fig. 4, Taf. VI. Das Präparat stammt von einem Neunauge, das keine Eier mehr enthielt; das Aussehen des Ovarium war im Übrigen gleich wie beim vorher beschriebenen. Das abgebildete Präparat entstammt einem der weniger stark zusammengezogenen Follikelsäckchen, wie sich durch Vergleichung mit Fig. 3 — die Vergrößerung ist dieselbe — ohne Weiteres ergibt. Es mag auch sein, dass sich die geplatzten Follikel nach der anfänglichen starken Kontraktion wieder etwas ausdehnen; denn wenn ich auch öfter kleinere von diesem Stadium finde, so entspricht ihre Größe doch meist dem dargestellten Präparat. Dasselbe misst 0,4 mm in der größten Länge; doch ist sein Innenraum (theilweise mit Epithel gefüllt) kaum größer als bei Fig. 3, da sein der auch hier deutlichen Rissöffnung entgegengesetzter Abschnitt stark seitlich zusammengedrückt ist.

Die größten Veränderungen im Bau dieses Gebildes machen sich an seinem Epithelinhalt geltend. Ließen sich beim vorhergehenden Präparat die Epithelzellen trotz mancher Degenerationserscheinungen noch mit aller Deutlichkeit als solche erkennen, so ist das hier nicht mehr der Fall. Was noch vorhanden ist, stellt eine so zu sagen formlose Masse von Gerinnsel dar, in welchem Kerne noch als Zeugen zelliger Abkunft liegen. An diesen Kernen sieht man auch hier da

und dort blasige Quellung und chromatolytischen Zerfall. Die Protoplasmareste bestehen aus schleimartigen Fäden mit vielen Vacuolen. Einzelne auch hier sich zeigende dunkler gefärbte Zelleiber — speciell im Abschnitt links neben der Rissöffnung der Fig. 4 — zeichnen sich durch bessere Erhaltung der Form aus. Ein Zerfall macht sich indessen auch an solchen Zellen bemerkbar durch Zerbröckeln in gröbere Schollen.

Also unverkennbar ist in Allem der weit fortgeschrittene Untergang des Epithels. Derselbe hat das Auftreten eines größeren Hohlraumes verursacht, besonders in der Nähe der Rissöffnung, wo, wie an anderen Präparaten deutlich zu sehen ist, die Zerfallsprodukte einen bequemen Abfluss in die freie Bauchhöhle finden. Eine epithelfreie Stelle findet sich auch am entgegengesetzten Ende des Körpers, so dass es den Eindruck macht, als werde die Epithelmasse gegen die Rissöffnung hin gedrängt.

Dass wir es in dem eben Beschriebenen mit dem Epithel zu thun haben, wird deutlich bewiesen durch das Verhalten der Theca. Noch schärfer als im vorherigen Präparat tritt hier deren innerer Abschluss als verdickte *Membrana propria* hervor. Dieselbe enthält auch hier einzelne Kerne. Sie färbt sich entsprechend ihrer dichten Struktur intensiv mit verschiedenen sogen. Protoplasmafarben und eine besondere Vorliebe besitzt sie für Eisenhämatoxylin und Safranin. Stellenweise ist an ihr bei starken Vergrößerungen ein lamellöser Bau angedeutet, der besonders an Schrägschnitten hervortritt.

Die anderen Thecaschichten zeigen ähnlichen Bau wie zuvor. Beide haben an Dicke etwas zugenommen, speciell am geschlossenen Pol, wo das Lumen eingeengt ist. Die innere Lage setzt sich auch hier wieder zusammen aus jenen hellen Zellen mit rundem dunkeln Kern. Im unteren Theil der Figur zeigen sie die Tendenz zu Anhäufungen: Es bilden sich Gruppen von größeren rundlichen Zellen, abgegrenzt durch einzelne schmale Kerne, eine Erscheinung, die wir, wie bemerkt, auch sonst im lockeren Bindegewebe des Ovariums häufig antreffen. Ein feinfaseriges Zwischengewebe ist auch auf dieser Stufe sehr spärlich. Gefäße fehlen.

Nähert sich so die Theca interna im Bau dem Ovarialstroma, so bahnt sich auch in der zuvor derben externa eine ähnliche Struktur an. Auch dort treten größere helle runde Zellen auf, einzeln oder in Nestern, da und dort umscheidet von flachen Zellen. Der dichte Faserfilz des Grundgewebes hängt vielfach mit den auch in der Interna auftretenden Bindegewebsbündelchen zusammen. Wohl ist

auf dieser Stufe eine Unterscheidung der beiden Thecaschichten an den meisten Stellen noch deutlich ausgeprägt; doch ist es begreiflich, dass durch die beschriebenen Vorgänge eine Verwischung der Differenzen und dadurch eine Verschmelzung beider Lagen eingeleitet wird.

Dass dies in der That innegehalten wird, lehrt ein Blick auf Fig. 5. Das Thier, welchem das Präparat entnommen ist, war offenbar am Abbläuen durch irgend welche Umstände verhindert worden, nachdem es damit schon begonnen hatte. Der Eierstock war angefüllt mit Follikeleiern, die makroskopisch wie mikroskopisch beginnende Degeneration zeigten, wovon später die Rede sein soll. Dem gegenüber tritt die Zahl geplatzter Follikel zurück. Ein Übersichtsbild dieses Eierstockes ist in Textfigur 1 gegeben.

Der in Fig. 5 Taf. VI abgebildete Follikel ist noch mehr seitlich zusammengedrückt und verlängert als der vorhergehende. Der Riss ist vollkommen erhalten, was darauf hinweist, dass die bisher beschriebenen Stadien ziemlich rasch auf einander folgten.

Dass diese Entwicklungsstufe aber zeitlich älter ist als diejenige von Fig. 4, wird klar bewiesen durch das Verhalten ihres Epithels. Füllte letzteres zuvor einen großen Theil der Follikelhöhle aus, so ist es hier bis auf wenige Reste verschwunden. Züge von Gerinnsel, untermischt mit wenigen corpusculären Elementen, eine Detritusmasse, weisen noch auf den früheren zelligen Inhalt hin. Nur neben der Rissöffnung, wo deren eingekrempte Ränder einen Abfluss des Zerfallsmaterials mehr verhindert haben mögen, finden wir Elemente, die den Charakter des Epithels noch einigermaßen konservirt haben (Fig. 5 *FE*). Aber auch sie sind in unverkennbarer Auflösung begriffen. Jene in der Figur als Detritus bezeichnete Masse ist allem Anschein nach das Gerinnungsprodukt einer im Leben mehr oder weniger zähen Flüssigkeit. Das Hervorgehen derselben aus den Zellen des Epithels lässt sich besser als in Fig. 5 an anderen Präparaten sehen, wo in dieser Masse noch wenig veränderte Epithelzellen gelagert sind. Da sieht man oft genug bei ausreichender Vergrößerung, wie eine in der einen Hälfte noch zweifellos deutliche Zelle auf der anderen Seite in einen solchen schleimähnlichen Faden ausläuft. Es handelt sich also um eine Verflüssigung des Zellkörpers mit gleichzeitigem Untergange des Kernes auf die schon beschriebenen Arten.

Es finden sich nebenbei gesagt in demselben Ovarium Corpora lutea von gleicher Entwicklung, deren Öffnung sich, wohl zu früh,

geschlossen hat. Solche sind in der Hälfte, welcher der Riss angehörte, blasig aufgetrieben, während das andere Ende verschmälert ist wie bei Fig. 5. Die Epitheltrümmer ihrer Höhle sind also offenbar durch Zusammenziehung dieses letzteren Abschnittes gegen die Rissstelle vorgeschoben worden und haben den benachbarten Abschnitt des Follikels gefüllt. Sie wären bei vorhandener Öffnung in die Leibeshöhle hinausgedrängt worden, wie dies bei den abgebildeten Präparaten der Fall sein konnte. Hierfür spricht der Umstand, dass bei geschlossener Öffnung die Bindegewebswand der erweiterten Abtheilung stets dünner ist als bei nicht geschlossener, während die Wand des Gegenpoles in beiden Fällen ungefähr gleich dick ist.

Was die Theca anbetrifft, so ist in Fig. 5 das zu sehen, was ich schon angedeutet habe. Wohl ist an den meisten Stellen noch eine Scheidung in eine innere und eine äußere Lage durch den verschiedenen Bau beider gegeben. In der Theca interna überwiegen auch hier die runden hellen Zellen über das feine Zwischengewebe. Dieses aber drängt sich überall schon in verschieden breiten Zügen zwischen die Zellen und stellt so die Verbindung beider Thecaschichten her. Principiell ist der Bau der Externa der gleiche; er unterscheidet sich nur dadurch, dass die Zellen relativ seltener sind, der Bindegewebsfilz dagegen überwiegt. Die fast membranartig scharfe Trennung beider Lagen, wie sie in Fig. 3, aber auch stellenweise in Fig. 4 noch zu sehen ist, ist hier verschwunden.

Die Membrana propria, welche das Bindegewebe gegen den Hohlraum und die darin enthaltenen Epithelreste abgrenzt, ist hier womöglich noch deutlicher und stellenweise breiter als zuvor.

Blutgefäße liegen auch hier nur in den oberflächlichen Partien der Theca, wo sie auch in den vorausgegangenen Stadien zu finden waren. Sie sind in Fig. 5 etwas weniger dicht gelagert und weniger voluminös als in Fig. 4, wo sie auf der Höhe ihrer Ausbildung stehen.

Die bisherige Entwicklungsperiode des Corpus luteum ist charakterisirt durch den Untergang des Epithels mit Erhaltung der bindegewebigen Follikelhüllen. Ist das Follikelepithel nahezu vollständig verschwunden, so setzt die zweite Periode ein mit der Rückbildung des Ganzen. Auch in dieser Zeit erhält sich die Rissöffnung oft noch Anfangs, um sich allerdings gegen Ende der Periode spurlos zu verlieren. Epithelreste sind da und dort noch zurückgeblieben, allerdings in degenerirter Form; auch von ihnen bleibt später keine Spur. Es lässt sich das mit aller Bestimmtheit nachweisen, wenn

bis in die letzten Stadien hinein die scharfe bindegewebige Grenzmembran die Trennung zwischen der Theca und dem Epithel, resp. der vom Epithel verlassenen Follikelhöhle aufrecht erhält. Diese Membrana propria ist mit Verkleinerung des ganzen Gebildes dicker geworden und dadurch sind ihre spärlichen Kerne näher zusammengedrückt und ihr lamellöser Bau deutlicher geworden (Fig. 6 *Mbr.pr.*). Da und dort kann eine Spaltung in mehrere Blätter eintreten. Allmählich erfolgt, parallel der Reduktion des Corpus luteum im Ganzen auch eine Rückbildung der genannten Membran, die wohl kaum anders zu erklären ist als durch Resorption und Wegführung ihrer Substanz auf dem Wege der Gefäßbahnen. Ihre Auflösung ist schon in Fig. 6 angedeutet durch einen Zerfall in einzelne Stücke und eine blässere Färbung im oberen Theil der Abbildung. Damit zugleich mögen einige ihrer Zellen frei geworden sein. In Fig. 7 ist die Membrana propria nur noch vertreten durch einen dunkler gefärbten undeutlich gefaserten Streifen, in welchem zellige Bestandtheile verschwunden sind. Auf diesem Stadium giebt sie uns den Beweis, dass wir es hier überhaupt mit dem Reste eines früheren Follikels zu thun haben und nicht mit einer andern bloß zufälligen Verdickung der Ovarialplatte, wie sie in der gleichen Figur mehr links zu sehen ist. Wir werden später erfahren, dass diese Ausbildungsform der Membrana propria es ist, die schon von früheren Entwicklungsstufen an die Unterscheidung zwischen Corpus luteum und atretischem Follikel sichert.

Wie sich aus der Betrachtung der Abbildungen von Figg. 6 und 7 ergibt, geht Hand in Hand mit dieser Veränderung der Membrana propria eine Einengung des Follikellumens, das hier von Epithelresten frei ist, bis zur völligen Verödung.

Die Theca hat in Fig. 6 zwar an Dicke etwas zugenommen gegen früher; doch wenn man bedenkt, dass unter Berücksichtigung der körperlichen Ausdehnung dieses Corpus luteum mindestens zehn Mal kleiner ist als das von Fig. 5, so ist eine Volumsabnahme der Bindegewebshülle beim älteren Stadium von Fig. 6 ohne Weiteres einleuchtend. Eine innere Theca ist als besonderes Gebilde nur noch durch vereinzelte hellere Zellen vertreten, die sich zwischen Membrana propria und Theca externa einlagern. Ob alle diese Zellen der früheren Theca interna angehörten oder ob ein Theil derselben aus der Membrana propria sich frei gemacht hat, ist nicht zu entscheiden. Der Verminderung der inneren Lage steht gegenüber eine Verbreiterung der äußeren. Dieselbe erfolgte, wie sich aus Ver-

gleichung mit früheren Stadien ergibt, z. Th. auf Kosten der inneren Schicht, indem die äußere deren Bestandtheile sich successive assimilirte. Die letztere Schicht hat abgesehen von einem etwas erhöhten Reichthum an Zellen und Gefäßen ganz die Struktur angenommen, welche das übrige Ovarialstroma auszeichnet.

Weitere Verkleinerung des Gebildes führt zu dem, was in der Fig. 7 zu sehen ist. Das Präparat stammt, wie auch Fig. 6, aus dem gleichen Ovarium mit Fig. 4 zusammen. Es liegt in diesem Umstand der Beweis, dass die Eiablage des Neunauges sich über eine längere Zeitdauer vertheilt.

Fig. 7 kann man als das Endstadium eines Corpus luteum von Petromyzon bezeichnen. Denn, wie schon gesagt, ist es nur durch die Reste der Membrana propria überhaupt als solches gekennzeichnet; alle übrigen Bestandtheile unterscheiden sich nicht wesentlich von der Ovarialplatte, als deren Verdickung es erscheint. Die drei hellen, runden Zellen, welche der Membrana propria aufsitzen, mögen die letzten Zeichen einer Theca interna sein; doch sind solche Zelltypen nichts, was dem Stroma ovarii sonst abginge. Dass das übrige Bindegewebe des Gebildes, was seine Zellen, seine Fasern, seine Gefäße anbetrifft, ganz mit der oberflächlichen Ovarialplatte übereinstimmt, bedarf bei der vorliegenden Abbildung keiner weiteren Erörterung. Auch das Oberflächenepithel des Eierstockes wie das Epithel seines Sinus verhalten sich nicht anders als auf der übrigen Wand des Ovarialsackes.

Ist durch Fortschritte des schon zuvor wirksamen Resorptionsprocesses der letzte Rest der Membrana propria zum Verschwinden gebracht und ist in gleicher Weise eine Verschmälerung der übrigen Bindegewebslage des Corpus luteum erfolgt, so hat dieses aufgehört, als solches zu existiren; es ist ein gleichwerthiger Bestandtheil der Lamina ovarii superficialis geworden.

Wie dieser Resorptionsvorgang sich vollzieht, darüber geben meine Präparate keinen Aufschluss. Doch ist so viel sicher, dass er auch anderen im Körper auftretenden Resorptionsprocessen an die Seite zu setzen ist, dass er in den Rahmen des Stoffwechsels der Organismen überhaupt fällt. Indem hierbei die Angliederung neuen Baumaterials gegenüber der Wegführung des ausgeschiedenen zurückbleibt, muss als natürliche Folge eine Substanzeinbuße und eine Verkleinerung des Organs eintreten. Die wirksamen Faktoren sind hier dieselben wie überall im Körper: die lebende Zelle und die Gefäße.

Die Zeitdauer des ganzen Processes ist wahrscheinlich wie die Ausdehnung der Laichzeit selbst von einer Reihe von äußeren Faktoren abhängig, wobei die Temperatur eine Hauptrolle spielen wird. Immerhin wird die Rückbildung eines geplatzten Follikels keine längere Zeit in Anspruch nehmen als das betr. Thier zum vollständigen Ablaihen braucht. Denn anders wäre es nicht zu verstehen, dass, während das Ovarium noch ungelegte Eier enthält, in demselben vollständig zurückgebildete Corpora lutea neben allen jüngeren Stadien enthält. Wie lange das einzelne Individuum laicht, ist nicht genau bekannt; nach meiner Berechnung dürfte diese Zeit etwa einen Monat, allerhöchstens zwei betragen. In diesen Grenzen wird also auch die Dauer der Rückbildung der Follikel vom Austritt des Eies bis zur totalen bindegewebigen Umwandlung dauern.

Das Alter des Corpus luteum der Fig. 5 schätze ich nach einer im Abschnitte über die Atresie aufgestellten Berechnung auf etwa 8 Tage.

B. Teleostei.

Für das Studium meines Themas bei Knochenfischen habe ich in einer Felchenart des Zürichsees, hier unter dem Namen Sommeralbeli bekannt, einen günstigen Vertreter gefunden. Die Artbestimmung dieses Fisches schwankt¹. Gewöhnlich wird er als Hägling beschrieben. Da aber unter dem gleichen Namen mindestens zwei *Coregonus*-arten kursiren, so will ich diesen frühlaichenden als *Coregonus Häglingus* I unterscheiden. Der Fisch ist von mittlerer Größe, ca. 25 cm lang, zeigt also hinreichend große Verhältnisse, ohne die Übersicht zu erschweren. Die Produktivität seiner Geschlechtsdrüsen ist eine recht beträchtliche ohne sich durch ein Übermaß für die Untersuchung störend bemerkbar zu machen. Seine Laichzeit fällt in der Hauptsache auf die Zeit von Mitte Juli bis Mitte September. Die Ablage der Eier erfolgt derart, dass eine große Zahl Eier gleichzeitig aus dem Ovarium frei wird und nach kurzem Verweilen in der Bauchhöhle ins Wasser gelangt. Letztere Aktion beginnt, wenn nicht äußere Umstände es verhindern, gleich nach Entleerung der Eierstöcke und ist wohl nach wenigen Stunden beendet. Gleich nach dem Abschub einer Serie von Eiern

¹ Die systematischen und biologischen Angaben über diesen Fisch verdanke ich größtentheils dem hiesigen Ichthyologen Herrn Professor HEUSCHER, der mir auch in anderer Beziehung werthvolle Auskünfte gab.

beginnt im Ovarium die Reifung einer zweiten und später wohl noch einer dritten Serie, möglicherweise noch mehrerer, so dass ein und dasselbe Thier während zweier Sommermonate zwei- bis dreimal, vielleicht noch öfter laicht, worauf dann eine Ruheperiode bis zum nächsten Jahre eintritt. Da diese Fische als Bewohner der tiefen Seegründe nur während der Laichzeit ins Netz gehen, ist es leicht, geeignete Exemplare zu erhalten. Die von mir verarbeiteten habe ich mir zu Anfang und gegen Ende der Laichperiode dadurch verschafft, dass ich die Fischer in den ersten Morgenstunden zum Fang auf den See begleitete. Das gewährte mir, neben dem herrlichen Naturgenuss in unserer prächtigen Gegend, den wichtigen Vortheil, dass ich mein Material absolut frisch, direkt aus dem Wasser gezogen, zur Verarbeitung bekam. Dieser Fisch überlebt den Aufenthalt in der Luft oder in Fischbehältern ohne besonders für ihn angebrachte Kühlungs- und Durchlüftungsvorrichtungen nur um wenige Minuten, so dass rasches Handeln geboten ist. Versehen mit den nöthigen Utensilien nahm ich das Einlegen der passenden Ovarien gleich an Ort und Stelle vor, nach den in der Einleitung aus einander gesetzten Gesichtspunkten.

Die Eierstöcke von *Coregonus* sind denjenigen anderer Salmoniden gleich gebaut. Sie liegen als langgestreckte solide Organe zwischen der Leibeswand und dem Darmkanal mit seinen Adnexen. Ihr größter Umfang liegt frei in der Leibeshöhle, nur die dorso-mediale Kante ist an der Wurzel des Mesenteriums, vorn übergehend auf die Schwimmblase, befestigt. Von der Anheftungsstelle an geht über die mediale und ventrale Fläche des Organs eine starke kontinuierliche Lamelle, die man als *Lamina basalis* bezeichnen kann. Sie reicht je nach dem Füllungszustand des Organs bis zu dessen ventraler Kante oder greift noch über auf die laterale Seite. Diese Grundplatte des Ovariums ist in einem kleinen Abschnitt zu sehen in der Textfig. 2, die ein Stück eines annähernd frontalen Längsschnittes durch einen Eierstock darstellt, der vor Kurzem seine reifen Eier entleert hat.

Die Basalplatte des Ovariums ist auf ihrer freien Oberfläche bekleidet von einem niedrigen einschichtigen Epithel, dessen Form je nach dem Dehnungszustand des Organs wechselt. Die Platte selbst besteht aus einer bindegewebigen Grundlage, nach deren Faserung sich drei Schichten unterscheiden lassen. Eine äußere schmale zeigt dorsoventral verlaufende Elemente, die relativ locker zusammenhängen; darauf folgt eine breite Lage von Zügen, die in der Längs-

richtung des Organs verlaufen und ganz inwendig liegen wieder dorsoventrale Fasern. Am konstantesten ist die mittlere der drei Schichten, die beiden anderen sind variabel in ihrer Ausbildung und können auch wohl streckenweise ganz fehlen. Alle drei Lagen, vor Allem die mittlere, enthalten zahlreiche glatte Muskelzellen, deren Bedeutung wohl hauptsächlich darin besteht, dass sie zwar weniger bei der Entleerung der Eifollikel mithelfen, als vielmehr die schon frei gewordenen Eier aus den Spalten des Ovariums in die freie

Fig. 2.



Theil eines frontalen Längsschnittes durch ein Ovarium von *Coregonus* (Häglings I), Formalin, Hämatoxylin-Safranin. Vergr. 7 : 1 (nach Mikrophotographie).

Bauchhöhle treiben. Im mittleren Theil der Basalplatte finden die großen Blut- und Lymphgefäße ihre Verbreitung. Mit dem Füllungszustand der Geschlechtsdrüse wechselt die Dicke der Lamina basalis. Steht unmittelbar eine Ablösung reifer Eier bevor, so erscheint sie dünner als bei frisch entleertem oder ruhendem Eierstock.

Auf dieser Grundplatte erheben sich eine sehr große Zahl von quer zur Körperachse gestellten Falten, in der Textfig. 2 im Querschnitt zu sehen und als *Plicae ovarii* bezeichnet. Sie sind gestützt von einem centralen Balkengerüst aus dichtem Bindegewebe,

das auf der Innenseite der Grundplatte fußt. Die Hauptzüge desselben verlaufen in der Längsrichtung der Eierstockslamellen, also ebenfalls quer zur Körperachse. In der mittleren Falte der nebenstehenden Textabbildung ist ein solcher Balkenzug deutlich zu sehen. Von der Basalplatte erhalten diese Trabekel zahlreiche Gefäße, die sich von ihnen aus verzweigen. Neben den Gefäßen liegen einzelne Muskelzellen, die eine Verkürzung der Falten herbeiführen können.

Zu beiden Seiten der centralen Balken liegt ein Maschenwerk von zu Zeiten der Geschlechtsthätigkeit weiten Lymphräumen, deren tiefste der Lamina basalis aufliegen. Die Wandung dieser Sinus lymphatici besteht, außer einem sehr flachen Epithel, aus kaum 4μ dicken Platten von Bindegewebe ohne Muskulatur, die sich central an die Stützbalken anheften. Eine gleiche Bindegewebsplatte grenzt die Lymphräume gegen die Leibeshöhle ab, welche zwischen die Ovarialfalten in tiefen Buchten eindringt. Diese Platte bildet also die oberflächliche Hülle der Falten. Sie wird, wie die übrigen Wände der Lymphsäcke, aus feinfaserigem, dichtem Bindegewebe gebildet, das kleinste Blutgefäße führt. Ihre Cölomoberfläche ist bedeckt vom Ovarialepithel, das an der ventralen Kante des Eierstockes in das Epithel der Basalplatte übergeht und andererseits zusammenhängt mit dem Cölomepithel.

Diese Oberflächenschicht der Ovarialfalten ist nichts Anderes als die Lamina superficialis des Neunaugen-Eierstockes, welche wie sie einerseits an die Leibeshöhle, andererseits an die Binnenlymphräume des Ovariums grenzt. Noch in anderer wichtiger Beziehung zeigt sich diese Analogie. Auch bei *Coregonus* ist diese Oberflächenplatte die Trägerin der Eifollikel, die an ihr in genau gleicher Weise befestigt sind, wie bei *Petromyzon*. Je größer die Follikel werden, ein um so größerer Theil ihrer Oberfläche ragt in das Innere der Lymphsäcke vor, um so kleiner wird relativ die an absoluter Ausdehnung nur wenig zunehmende, an der Ovarialplatte befestigte Fläche. Außer *Petromyzon* zeigen die gleiche Befestigungsweise, wie ich hinzufügen kann, auch Amphibien und Saurier. Ein Unterschied gegenüber den genannten Thieren besteht bei *Coregonus* darin: bei jenen ist der Lymphsack des Ovariums mehr oder weniger einheitlich, wenigstens für eine große Zahl von Eiern; beim Felchen aber besitzt jeder Follikel seinen eigenen Lymphsinus, der sich natürlich nach dem Wachsthum des Eies richten muss. Er ist bei kleinen Follikeln relativ weit, reducirt sich indessen bei reifen Eiern auf einen schmalen perifollikulären Spaltraum.

Der Reichthum dieser Eierstöcke an Lymphwegen darf nicht verwundern bei dem intensiven Stoffumsatz, der in der thätigen Geschlechtsdrüse des weiblichen Thieres stattfindet. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt sich schon in dem Umstande, dass diese Sinus nur während der Zeit der Eireifung derartige Dimensionen annehmen, wie es z. B. Textfig. 2 zeigt.

Der Follikel selbst folgt dem allgemeinen Bauprinzip dieser Gebilde. Wir unterscheiden an ihm ein Follikelepithel und eine bindegewebige Theca. Wo der Follikel an benachbarte Hohlräume stößt, ist er vom Epithel dieser letzteren überkleidet, also gegen die Leibeshöhle hin vom Eierstocksepithel, im Sinus lymphaticus vom Epithel dieses Raumes.

Das Follikelepithel ist bei kleinen und mittelgroßen Eiern stets niedrig und einschichtig, und auch die Theca ist in diesem Fall so dünn, dass die ganze Follikelwand kaum eine Dicke von $2\ \mu$ erreicht. Eigenthümlicherweise nehmen die Epithelzellen bei Eiern, die sich der Reife nähern, etwas höhere Formen an. Fig. 8 ist ein Stück Follikelwand von einem fast reifen Ei, das einen Durchmesser von etwa 2 mm hatte. Dargestellt ist das Oolemm (*Ool*) des Eies mit einer Dicke von $24\ \mu$. Es nimmt intensiv sowohl Anilinfarbstoffe in wässriger Lösung wie auch Hämatoxyline speciell Eisenhämatoxylin, auf. Charakteristisch ist seine Vorliebe für Safranin, doch entfärbt es sich bei der FLEMMING'schen Safraninfärbung mit Extraktion durch salzsauren Alkohol rascher als Chromatin. Seine radiäre Streifung ist unter dem Namen der Porenkanälchen längst bekannt, auch eine konzentrische Schichtung, wie sie in der Figur zu sehen ist, wurde öfter beschrieben. Direkt auf dem Oolemm sitzt das Follikelepithel, dessen kubische Zellen eine Höhe von $10\text{--}12\ \mu$ besitzen und deren runde Kerne etwa $6\text{--}8\ \mu$ messen. Die Zellgrenzen sind sehr deutlich, das Protoplasma stark getrübt, der Kern von mäßigem Chromatingehalt. Gegen das Oolemm erscheint das Epithel vielerorts durch eine scharfe Linie abgeschnitten, was darauf zurückzuführen ist, dass die Kanten der Zellen hier durch Kittlinien verbunden sind. Diese Leisten bilden keineswegs den Abschluss der Zellen nach innen; denn wie schon lange bekannt ist, erstrecken sich von den Zellen Fortsätze durch die Porenkanäle bis tief in die Eihaut hinein. Diese Fortsätze sind besonders schön zu sehen, wenn aus den durch Formalin fixirten Follikeln die annähernd reifen Eier herausgeschält werden; das gelingt mit großer Leichtigkeit durch ganz geringen Druck. Fig. 9 ist so gewonnen. Die Zellkörper laufen aus in feine

Spitzen, welche vorher im Oolemm steckten, hier aber durch Entfernung des Eies frei geworden sind. Diese Fortsätze sind verzweigt und verbinden sich gegenseitig zu einem besonders in der Flächenansicht sehr zierlichen Maschenwerk. Die stellenweise an der Basis der Fortsätze noch sichtbaren Kittlinien zeigen, wie weit das Oolemm reichte.

Die Theca folliculi ist in den beiden Abbildungen (Figg. 8 und 9) ungefähr in gleicher Weise zu sehen. Sie ist gegen das Epithel durch eine scharfe, unmessbar feine Linie abgegrenzt und besteht aus wenigen konzentrischen Faserzügen mit sehr flachen Kernen. Die spärlichen Blutgefäße sind aufs äußerste abgeplattet. In beiden Figuren ist das Epithel des angrenzenden Lymphraumes durch einige flache Kerne repräsentirt.

Vieles von dem Beschriebenen ist von anderen Fischen schon bekannt. So hat RATHKE (26) schon vor achtzig Jahren eine sehr gute Schilderung des makroskopischen Baues der Eierstöcke verschiedener Fische gegeben. Dasselbe gilt für v. BAER (1) von *Cyprinus*, der auch mikroskopisch Lagerung und Bau der Follikel untersuchte. Über die Follikel von *Esox* und *Perca* finden wir bei WALDEYER (36) eine genauere Beschreibung, welche speciell auch das Verhältnis von Epithel und »Dotterhaut« (= unsere Oolemma) berücksichtigt, und die abgesehen von einigen neuen Details mit meinen Ausführungen übereinstimmt. Dasselbe gilt mit einigen Ausnahmen, die von anderen Autoren richtig gestellt wurden, von den späteren Untersuchern der Fischovarien, so HIS (13) (*Barbe*, *Karpfen*, *Salm*), BROCK (4) (*Muränoiden* u. A.), OWSIANNIKOW (21) (*Perca*, *Lota*, *Salmo*, *Coregonus*), BARFURTH (3) (*Trutta*). Da OWSIANNIKOW speciell die Verhältnisse der Follikel untersuchte, sind seine Angaben hierüber auch die genauesten und zugleich diejenigen, die mit meinen Beobachtungen die weitgehendste Übereinstimmung zeigen. Er schildert von *Perca* die den Follikel äußerlich bekleidenden »Endothelzellen«, die gefäßführende Bindegewebsschicht und die Granulosazellen, die auf den Ausgängen der Porenkanälchen der Zona sitzen. Er ist auch der Einzige, der *Coregonus* (offenbar eine nordische, maritime Species) untersucht hat. Er findet dort ganz ähnliche Verhältnisse und konstatiert, dass die Granulosa (wohl am nicht ganz reifen Ei) fester auf dem Ei haftet.

War so der Bau des eihaltigen Follikels bis auf einige Feinheiten festgestellt, so lässt sich das vom geplatzen Follikel und seinen Veränderungen nicht sagen. Zum ersten Mal erwähnt und

makroskopisch abgebildet finde ich sie bei RATHKE (26), der eine allmähliche Verkleinerung derselben konstatirte. v. BAER (1, 2) brachte in seiner kurzen Notiz hierüber kaum eine Erweiterung unserer Kenntnisse. WALDEYER (36) berichtet, dass man auch bei Fischen den Corpora lutea analoge Bildungen trifft, wenig auffällig und ohne erhebliche Wucherung des Epithels. Im Vorbeigehen werden entleerte Follikel von OWSIANNIKOW (21) und HIS (14) erwähnt, und bei BARFURTH (3) findet sich die Bemerkung, dass man in abgelaichten Ovarien der Forelle im Januar neben jungen mittelgroßen Follikeln die Reste der geborstenen Follikel findet, vor den röthlichen Eiern durch trübe weiße Farbe ausgezeichnet. Damit ist das Wenige, was die Litteratur über den geplatzten Follikel der Knochenfische bietet, gesagt.

Gehen die Follikel ihrer Reife entgegen, so schaffen sie sich für ihr Wachsthum Platz durch Zurückdrängen ihrer ganzen Nachbarschaft, so dass jeder Follikel ein kleines Nest für sich hat. Zu dieser Zeit sind auch die Falten des Ovariums am größten, und weit vordringend schieben sie die Basalplatte des Eierstockes auf die dorsale Hälfte des Organs zurück.

Der Austritt des Eies geschieht bei *Coregonus*, wie bei den Salmoniden überhaupt, direkt in die Bauchhöhle, und zwar reißt wie bei den Neunaugen der Follikel an derjenigen Stelle, welche der Oberflächenplatte des Ovariums eingefügt ist. Bei der Mechanik der Ausstoßung ist eine Mitbetheiligung der Muskulatur des Eierstockes anzunehmen. Die Muskelzüge in den centralen Trabekeln der Blätter des Ovariums sind zwar nicht besonders kräftig, aber immerhin im Stande, eine Verkürzung dieser Falten hervorzurufen. Durch eine solche wird ein Druck ausgeübt auf die perifollikulären Lymphräume, der sich nach den Gesetzen der Hydromechanik allseitig auf die Oberfläche der Follikel geltend macht. Nur die an der Bauchhöhlenfläche freiliegende Stelle des Follikel erleidet keinen entsprechenden Gegendruck und ist daher die prädisponirte Rissstelle. Wie man sich bei Auspressen ausgewachsener Eier mit der Präparirnadel leicht überzeugt, ist bei dem Dehnungszustand und wohl auch wegen der an genannter Stelle in Folge der hier ungünstigsten Ernährungsverhältnisse eingetretene Atrophie schon ein ganz minimaler Druck hinreichend, um den Follikel zum Platzen zu bringen. Die Anforderungen, die hierin an die Trabekelmuskulatur gestellt werden, sind also nicht groß. Eine derartige Entleerung der Follikel ist daher um so eher anzunehmen, weil dieselbe für das ganze große Ovarium und zwar auf

beiden Seiten gleichzeitig erfolgt, ein Umstand, der kaum anders als durch die von Nerven geregelte Muskelaktion erklärt werden kann.

Nur die oberflächlichen Eier gelangen direkt in die freie Leibeshöhle, die tiefer gelegenen Follikel aber sind derart zwischen den Falten des Ovariums eingezwängt (siehe das obere der bezeichneten Corpora lutea der Textfig. 2), dass die ausgetretenen Eier zunächst warten müssen, bis sie Raum genug finden, die Geschlechtsdrüse zu verlassen. Dieser Platz wird geschaffen durch das successive Abstoßen der jeweiligen am oberflächlichsten gelegenen Eier. Dass dabei die Muskulatur der Basalplatte mithilft, habe ich schon bemerkt; dieselbe verdickt sich bedeutend während dieser Zeit und zeigt sich stets straff, nirgends faltig.

Trotz dieser allmählich erfolgenden Beförderung der Eier in die Bauchhöhle entleeren sich alle, auch die tiefsten Follikel, zu gleicher Zeit vollständig und zwar, indem sich die Follikelhülle über das Ei zurückzieht, ähnlich wie sich während der Geburt der Uteruskörper über das Kind zurückstreift. Der Zustand der vollendeten Ausstoßung ist in Fig. 10 zu sehen. Die dargestellte Follikelhülle bildet ein Segment des kugelförmigen Hohlraumes, in welchem sich das (hier nicht abgebildete) Ei befindet. Dieser Hohlraum ist natürlich derselbe, den sich der Follikel während seines Wachstums geschaffen hat.

Die Fig. 10 erklärt sich selbst. Man sieht die weite Öffnung, durch welche das Ei seine Hüllen verlassen hat, man sieht, dass die verlassene Follikelwand die Gelegenheit benutzte, ihre Ausdehnung zu verringern, und man erkennt deutlich deren Zusammensetzung. Die Zusammenziehung ist am deutlichsten ausgeprägt an der Rissöffnung. Ein reifes Ei hat 2 mm Durchmesser, und das muss natürlich auch die maximale Weite der von ihm passirten Follikelöffnung gewesen sein. Da beim abgebildeten Follikel der größte Durchmesser der Rissstelle nur 0,4 mm beträgt, ergibt sich daraus eine gleich nach der Ovulation eintretende Verkleinerung um das Fünffache, und im gleichen Verhältnis steht ungefähr auch die Kontraktion der ganzen Follikelwand. Der ganze Follikel misst 1,25 mm größte Länge und 0,25 mm Dicke der Kappe.

Die Theca hat in Folge dessen einen Dickenzuwachs auf $10\ \mu$ und mehr erfahren. Ihre Bestandtheile sind aufgelockert, ihre Zellen abgerundeter, ihre Gefäße relativ zahlreicher und weiter geworden. Eine äußere Lamelle derselben (*Th.e* der Fig. 10) wird besonders an den Faltungen anscheinend durch Lymphspalten etwas abgehoben.

Ihr ganzer Verlauf weist darauf hin, dass sie elastischer ist als die anderen Schichten, denn sie ist glatter und weniger gefaltet. Eine innere Thecaschicht (*Th.i*) ist wesentlich breiter und lockerer, und enthält hauptsächlich die Blutgefäße. Ähnlich wie bei *Petromyzon* aber schwächer bildet auch hier eine *Membrana propria* die Grenze gegen das Epithel.

Das Epithel hat sich wie die Theca in starke Falten gelegt, und, wohl weil es spröder und weniger elastisch ist als das Bindegewebe, von diesem streckenweise abgehoben. Seine Zellen sind aus der kubischen Form in cylindrische übergegangen, wobei sich die Grenzen gegen einander wie auch der innere Bau des Protoplasmas ziemlich gut erhalten haben. Die basalwärts gelagerten Kerne zeigen gleiche Beschaffenheit wie zuvor. Auffällig ist, dass sich die bei künstlicher Herauslösung des Eies so deutlich auftretenden Epithelspitzen (siehe Fig. 9) hier nicht finden: die innere Oberfläche des Epithels ist vollkommen glatt. Und doch zeigt sich bei genauerm Zusehen besonders an Strecken niedriger gebliebener Zellen eine Andeutung ihrer frühern Fortsätze in Gestalt einer leichten Vorwölbung des Protoplasmas zwischen den begrenzenden Kittstreifen. Daraus ergibt sich der Schluss, dass vor dem Austritt des Eies die Follikelzellen ihre Fortsätze aus der Eihaut zurückgezogen haben, wodurch eine Lösung des Eies erleichtert wird. Anzunehmen, dass das austretende Ei die in seiner Zona steckenden Fortsätze der Epithelzellen abgerissen und mitgeschleppt hätte, ist aus zwei Gründen nicht angebracht. Es ist die innere Oberfläche des Epithels gleich nach dem Follikelsprung stets glatt und unverletzt, und die Porenkanälchen der Zona sind leer, was am besten auf Tangentialschnitten an ihren Eingangstrichtern zu erkennen ist. Ich will hier gleich beifügen, dass ich auch bei der Eidechse Anhaltspunkte für eine ähnliche Lösung des Eies gefunden habe.

Im Hohlraum des leeren Follikels findet sich nichts, als da und dort spärliche Gerinnsel. Ganz selten und niemals gehäuft habe ich auch rothe Blutkörperchen darin gesehen, die aus den Gefäßen der Rissstelle stammen müssen. Der Follikel ist umgeben von der wieder etwas verbreiterten Lymphscheide (*Sily*). Das Epithel dieses Raumes ist wie das die Umgebung der Rissstelle überkleidende Eierstocksepithel noch stets vollkommen abgeplattet.

Stammt das Präparat von Fig. 10 von einem Fische, dessen ganzes Ovarium mit freien, frisch gereiften Eiern vollgepfropft war, so fand sich bei einem Thiere, dem Fig. 11 entnommen ist, der

Eierstock total leer, dagegen die ganze Bauchhöhle mit Eiern gefüllt, die sich beim Streichen des Thieres mit Leichtigkeit entleerten. Das Corpus luteum (um diesen Ausdruck zu gebrauchen) der Abbildung 11 ist also um wenig älter als das eben beschriebene.

Der Follikel von Fig. 11 misst im größten Durchmesser 0,75 mm und ist 0,3 mm dick; gleichzeitig ist seine Öffnung auf $60\ \mu$ verkleinert. Beides deutet auf eine weitere Zusammenziehung des Gebildes. Die Form dieser Corpora lutea des gleichen Eierstockes wechselt je nach ihrer Umgebung, und damit variiert auch der Umfang der Öffnung etwas. Die vor der Rissstelle tieferer Corpora lutea gelegenen Räume, welche zuvor vom Follikel, dann vom entleerten Ei eingenommen wurden, sind öfter auch hier noch vorhanden, doch bedeutend verkleinert, da sie natürlich nach Entfernung des Eies dem Druck benachbarter Theile keinen Widerstand entgegenzusetzen konnten. Der hier abgebildete Follikel liegt frei auf der Spitze einer Ovarialfalte, ist also in seiner Form relativ am wenigsten von außen beeinflusst. Man vergleiche übrigens damit auch die Corpora lutea der Textfig. 2, die aus dem gleichen Eierstock entnommen ist. Dasselbst ist auch der Charakter der Faltung dieser Gebilde zu sehen die im Allgemeinen gröber und tiefer ist als auf dem früheren Stadium.

Die Fig. 11 Taf. VI zeigt bei Weitem nicht den ganzen Follikel (was bei dieser Vergrößerung unthunlich gewesen wäre), sondern nur eine Lippe der Rissöffnung mit den angrenzenden Theilen, etwa ein Fünftel des Ganzen.

Der Bau der Follikelwand hat große Ähnlichkeit mit dem vorhergehenden Stadium, doch dabei einige nicht unwesentliche Differenzen. Die Theca ist von sehr wechselnder Dicke, indem ihre inneren Partien in den Falten weit vorspringen; immerhin misst sie nirgends weniger als $12\ \mu$. Zwischen ihren Schichten sind die in Fig. 10 beschriebenen Spalten nicht mehr vorhanden. Auch das Epithel liegt fast überall dem Bindegewebe dicht an. Die innere Grenzlamelle der Theca ist weniger scharf, doch breiter geworden. Flache Kerne geben ihr, wie bei *Petromyzon*, eine gewisse Selbstständigkeit, doch spielt sie bei *Coregonus* auch späterhin nicht die Rolle wie bei jenem Thiere. Schon auf dieser Stufe ist ihre Färbbarkeit nicht intensiver als die der äußeren Thecaschicht, und wie diese besteht sie aus einem dichten Gewebe concentrisch zum Lumen gelagerter Fasern. Dass diese mit den Fasern der mittleren Thecalage in Verbindung stehen, erschwert an vielen Orten die Abgrenzung

beider. Die äußerste Lage (*Th.e*) ist mehr als doppelt so dick wie die Membrana propria und, wie schon gesagt, ganz ähnlich gebaut. Auch sie ist von der mittleren Schicht nicht scharf zu trennen. Diese letztere ist lockerer als die beiden schon genannten. In ihr verbreiten sich hauptsächlich die hier z. Th. ziemlich groß erscheinenden Blutgefäße (*V*). Sie sind in der Figur leicht kenntlich an den mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten rothen Blutkörperchen. Die Zellen dieser Theca interna (*Th.i*) überwiegen an Masse hier im Allgemeinen das zarte interstitielle Gewebe, doch variiert dies Verhältnis an den verschiedenen Stellen. Vielfach finden wir hier Zellen, die an Petromyzon erinnern: groß, rund, hell. Auch bei Coregonus liegen sie häufig in Nestern zu drei, vier und mehr beisammen. Andere Zellen wieder tragen einen ganz epitheloiden Charakter: polygonale Form, körniges Protoplasma, großen relativ blassen Kern mit deutlichem Nucleolus. Dieselben liegen ohne Konnex mit echtem Epithel im Verband des Bindegewebes eingestreut. Übergänge, die sich zwischen ihnen und den anderen Zellformen des Thecagewebes zahlreich finden, lassen sie als gleichen Ursprunges erkennen. Dass sie etwa vom Follikelepithel abstammen könnten, ist ausgeschlossen, da der innere Abschluss der Theca hier wie stets ein vollständiger überall leicht konstatirbarer ist. Es sei übrigens hier bemerkt, dass die beschriebenen Zellformen wie diese Trennung der Theca in die drei Zonen nur auf diesem Stadium in solcher Weise ausgesprochen ist.

Das Epithel bildet auch auf dieser Stufe eine kontinuierliche Lage, aus einer Zellschicht bestehend, welche das Lumen rings umgiebt. Doch aus den niedrigen Würfelzellen des reifen Follikels ist hier ein hohes Cylinderepithel geworden, dessen Dicke bis zu 50 μ betragen kann. Das ist begreiflich, wenn man bedenkt, dass die Ausdehnung in der Fläche etwa um das Sechsfache abgenommen hat; die Folge davon ist natürlich eine seitliche Zusammenpressung der Zellen. Das macht sich auch an den Kernen geltend. Zum Theil sind dieselben auch hier wie im Präparat von Fig. 10 wandständig, doch nicht mehr rundlich, sondern in gleicher Richtung wie die Zellen verlängert bis auf 10 μ . An Stellen der stärker einspringenden Falten sind indessen eine größere Zahl von Kernen von der Wand abgedrängt und nach innen geschoben worden. Auch in der Struktur der Kerne sind die Folgen der seitlichen Kompression deutlich ausgeprägt. Durch Zusammendrängen des Chromatins ist dessen Bau undurchsichtiger geworden, und die ganzen Kerne erhalten ein dunkleres Aussehen. Das zeigt sich am stärksten an den schmalen Kernen

der Falten, während anderwärts mehr eiförmige noch die frühere lockere Struktur mit deutlichem Nucleolus besitzen. Einzelne Kerne haben ein helles blasiges Aussehen, wie ich dies auch von untergehenden Epithelzellen bei *Petromyzon* beschrieben habe. Chromatolyse im Follikelepithel habe ich bei diesem Präparate nicht gesehen, vielleicht weil dasselbe mit Formalin fixiert war. Indessen habe ich an einem etwas jüngeren Stadium, aus einer Zeit, zu welcher das Ovarium noch einzelne freie Eier enthielt, chromatolytische Kerne, wenn auch nicht eben zahlreich, gefunden. Sie werden also wohl auch auf der vorliegenden Entwicklungsstufe nicht vollständig fehlen. Denn auch hier trägt das Epithel deutliche Zeichen von Zerfall. Das Zellprotoplasma ist in seiner ganzen Struktur gröber, schaumiger, und dieses Blasigwerden der Zellen geht bis zur Bildung von größeren Vacuolen, ja da und dort so weit, dass es einer völligen Auflösung des Zellkörpers gleichkommt. Solche Stellen, wo einzelne Zellen oder ganze Komplexe von solchen in Auflösung begriffen, offenbar verflüssigt sind, fallen in Fig. 11 ohne Weiteres in die Augen als Lücken in der Zellreihe des Epithels, wo nur noch die Kerne deutlich sind. Gerade an diesen Kernen zeigt sich nun das eben beschriebene Blasswerden in Folge von Chromatinverlust und das blasige Aussehen. All diese Erscheinungen beweisen, dass auch hier Abschnitte des Follikelepithels untergehen.

Weitere Entwicklungsstadien von Corpora lutea fand ich bei Thieren aus einem Fang von Mitte September. Dieselben mussten mit den anderen ihre Laichzeit gegen Ende Juli begonnen haben und einzelne Exemplare hatten sie nach Aussage des sehr kundigen Fischers¹ schon abgeschlossen; andere indessen waren gerade im Begriff, eine neue Serie Eier abzulegen.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, läuft die Rückbildung geplatzter Follikel einher mit einer Verkleinerung derselben. Die Folge davon ist natürlich auch die, dass sie in den Schnitten der Ovarien seltener gefunden werden, und das um so mehr, als gleichzeitig mit ihrer Reduktion ein Wachsthum weiterer Generationen von Eiern stattfindet. Es fanden sich indessen noch reichlich Corpora lutea von recht verschiedenen Entwicklungsstadien, auch zwei Generationen im gleichen Eierstock.

Das jüngste Corpus luteum nach den beschriebenen ist in Fig. 12 dargestellt. Leider ist im Präparat die rechte Hälfte der Theca

¹ Fischereibesitzer MADÖRIN in Zürich.

etwas verletzt, doch leidet die Anschaulichkeit nicht darunter. Sein größter Durchmesser beträgt 0,12 mm, also kaum den zehnten Theil des frisch geplatzten Follikels. Auch hier ist der Riss, wenn auch eng, doch unverkennbar. Das Epithel ist als solches zweifellos deutlich. Es umgiebt, stark gefaltet und vielfach von der Theca abgehoben, die schmale Höhlung des Gebildes. In dieser liegen zerstreute Reste zerfallener Zellen, wie freie Kerne und Gerinnsel, dessen Abstammung vom Epithel sicher ist. Denn schon die ganz bedeutend verminderte Zahl der Epithelzellen lässt sich nur durch den Untergang von solchen erklären, und einen derartigen Process konnte ich ja schon beim vorhergehenden Präparat beschreiben und finde ihn in gleicher Weise fortgesetzt auch an dem vorliegenden.

Ein Rückbildungsprocess muss auch in der Theca vor sich gegangen sein; denn nicht nur finden wir dieselbe, was bei der Verkleinerung des ganzen Gebildes zu erwarten gewesen wäre, nicht verdickt, sondern im Gegentheil bedeutend verschmälert. Im Übrigen sind noch Andeutungen des Baues gegeben, den sie im vorherigen Präparat besitzt. Eine äußere derbe Lage bildet die Oberfläche, und auf dieselbe folgt eine lockerere zellreichere Schicht, der Zwischenschicht des vorherigen Präparates entsprechend. Auch sie enthält Gefäße, doch stets in verminderter Zahl und Ausdehnung. Wie früher finden sich auch hier im losen Zwischengewebe epitheloide Zellen einzeln oder in kleinen Nestern beisammen. Eine specielle innere Grenzschicht gegen das Epithel hin ist nur an wenigen Stellen noch ausgebildet. Trotzdem ist aber auch hier wie stets Epithel und Theca überall deutlich geschieden.

Wie die Reduktion der Theca erfolgte, davon finden sich bei diesem Stadium sowohl wie beim vorhergehenden und nachfolgenden Beispiele. Bindegewebsfasern laufen hier und dort in feine Körnchenreihen aus, ein Zeichen, dass ein Querzerfall derselben stattfindet, dem eine natürlich schwer zu konstatirende Wegführung des Zerfallsmaterials folgen wird. Einzelne Kerne, besonders in der Membrana propria, erscheinen geschrumpft und zugleich abgeblasst; andere wieder sind in toto schwach gefärbt, ohne erkennbares Chromatingerüst und oft so blass, dass sie nur noch an der Kernmembran zu erkennen sind. Verliert sich auch diese, so ist das letzte Zeichen, dass an der betr. Stelle ein Kern lag, verschwunden. Wir sehen also hier bei *Coregonus* die Reduktion des Follikelbindegewebes, die bei *Petromyzon* erst nach dem Untergang des Epithels einsetzt, parallel mit dem letzteren Process verlaufen.

Weiter zurückgebildete Follikel fand ich zahlreiche bei einem Fische, der seine Laichperiode schon abgeschlossen hatte. Das Ovarium gleicht äußerlich demjenigen des vorhergehenden Präparates. Seine Blätter sind kleiner als dies zur Reifezeit der Eier der Fall ist; seine Basalplatte deckt nicht nur die mediale Seite vollständig, sondern ist auch über die ventrale Kante des Eierstockes auf dessen laterale Seite z. Th. übergegangen. Das Organ ist erfüllt außer von kleinen und mittelgroßen Eiern von zahlreichen atretischen Follikeln.

Eines seiner Corpora lutea ist in Fig. 13 dargestellt. Dasselbe erscheint eher größer als das von Fig. 12 aus dem Grunde, weil es in seiner größten Ausdehnung geschnitten ist, während das von Fig. 12 quer dazu getroffen wurde. Im Allgemeinen sind die Corpora lutea dieses Ovariums um ein Geringes kleiner als diejenigen des vorhergehenden Stadiums.

Auch Fig. 13 steht noch in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle. Durch diese Öffnung findet der Inhalt des Follikels Gelegenheit auszufließen und die herausgetretene Masse besteht, wie die Abbildung zeigt, aus Zelltrümmern, wovon noch da und dort die Umrissformen und Kerne und deren Bruchstücke zu unterscheiden sind. Diese Detritusmasse stammt, wie aus der Figur deutlich hervorgeht, von Zellen, die untergehend aus dem Verbande des Follikelepithels sich loslösen und noch frei in der Höhlung zu sehen sind. Also ein fortschreitender Epithelzerfall auch auf dieser Stufe, der im Vergleich zu früher eher lebhafter geworden ist. Die Art der Degeneration ist in der Hauptsache eine schleimähnliche Verflüssigung des Protoplasma, das, wohl durch Aufnahme der Produkte des Kernzerfalles, eine dunklere Färbung annimmt. Fetttröpfchen mischen sich einzeln darunter, doch spielen sie nur eine nebensächliche Rolle.

Das Bindegewebe zeigt, dass auch seine Rückbildung weiter gegangen ist. Es ist noch dünner geworden als zuvor und hat seine Schichtung so zu sagen verloren: es hat so ziemlich den Charakter der Bindegewebsplatten angenommen, wie wir sie als Scheidewände der Lymphsäcke und als Lamina superficialis kennen gelernt haben. Durch Verbindung mit benachbartem Bindegewebe, wie sie auch in der Fig. 13 auf beiden Seiten zu sehen ist, steht das Corpus luteum im Begriff, seine Selbständigkeit aufzugeben.

Das Oberflächenepithel des Eierstockes hat in der Umgebung der Rissöffnung — in der Abbildung ist dies links zu sehen —

höhere, gedrängtere Formen angenommen; seine Zellen sind sogar nicht selten cylindrisch. Es ist das offenbar darauf zurückzuführen, dass während der Verkleinerung des Follikels das Ovarialepithel an Flächenausbreitung eingebüßt hat und in gleichem Maße an Dicke zunehmen musste. Das ist nur denkbar, wenn der ganze Process ziemlich rasch verlief; denn sonst würde das Epithel Zeit gefunden haben, sich der veränderten Basis anzupassen, wie dies auch später geschieht. Eine Zeit lang bewahrt das Eierstocksepithel noch an diesen Stellen eine höhere Form und bildet so vielleicht das letzte Zeugnis, dass unter ihm einst ein geplatzter Follikel lag. Doch sorgt das Wachsthum neuer Follikel bald für eine Dehnung der oberflächlichen Ovarialplatte an diesen Punkten und damit, vielleicht auch durch Verlust überflüssiger Zellen, erhält das Epithel wieder seine abgeflachte Form.

Nach dem Bisherigen ist es klar, wie das schließliche Schicksal des Corpus luteum sein wird. Das Follikelepithel wird dem gänzlichen Untergang anheimfallen und das Bindegewebe mehr und mehr im Ovarialstroma aufgehen, so dass zuletzt, gleich wie beim Neunauge, nichts mehr vorhanden ist, was vom frühern Follikel Zeugnis ablegt. Als dessen letzte Anzeichen dürfen vielleicht jene verdickten Stellen des Eierstocksepithels aufgefasst werden.

Als letzte Illustration dieser Serie bringe ich Fig. 14, die einen Übergang darstellt zwischen dem eben beschriebenen Zustand und dem, was vorher berichtet wurde. In der Ovarialplatte zeigt sich eine etwas zellreichere Verdickung, die allerdings hier in Folge von Schiefschnitt etwas breiter ausgefallen ist als in Wirklichkeit. Ihr nach der Leibeshöhle hin offener Hohlraum ist erfüllt von wenigen Zellen und einer Detritusmasse, wie sie ganz ähnlich in Fig. 13 außerhalb und innerhalb des Follikels zu sehen ist: die letzten Spuren des Follikelepithels, das sich also bis in diese Periode hinein in Resten erhalten hat. Die Theca zeigt außer ihrer Verbreiterung nichts, was sie vor dem übrigen Bindegewebe auszeichnen könnte. Ähnliche Gebilde auch ohne Öffnung und ohne Epithelreste finden sich zerstreut im gleichen Ovarium.

Über das Alter dieses Corpus luteum bin ich außer Stande absolut sichere Angaben zu machen. Indessen wenn ich die ganze Reihenfolge der Entwicklungsstadien durchgehe, wenn ich ferner die Wachstumsverhältnisse der nächstfolgenden Serie von Eiern berücksichtige, ergibt sich doch eine Anzahl von Richtungspunkten.

Das Ovarium stammt aus der Mitte des September. Es enthält

außer dem Corpus luteum von Fig. 14 und solchen gleichen Alters noch das in Fig. 12 dargestellte und ähnliche von gleicher Entwicklung, daneben zahlreiche Eier mit wohlentwickeltem sekundären Dotter und einer Größe von etwa 1 mm, die voraussichtlich noch in der gleichen Laichzeit abgelegt werden sollten. Daraus ergibt sich, dass die beiden Serien der geplatzten Follikel aus der Laichperiode des gleichen Sommers herrühren, und zwar fällt der Follikelsprung des Präparates von Fig. 14 frühestens in die erste Abblanchung, ist also um längstens zwei Monate zurück zu datiren. Nach dieser Rechnung dürfte bei der in Fig. 14 schon weitgehenden Reduktion des Gebildes die vollständige Rückbildung des Follikels vom Austritt des Eies bis zu seinem gänzlichen Verschwinden bei *Coregonus* kaum über zwei Monate in Anspruch nehmen. Sollte, was natürlich bei diesem nur in Freiheit gedeihenden Fische mit mehrmaliger Abblanchung kaum festzustellen ist, der Follikelriss von Fig. 14 nicht so weit zurückliegen, so würde natürlich obige Zeitangabe zu kürzen sein, doch keinesfalls um mehr als einen Monat.

Es ist demnach anzunehmen, dass in ca. zwei Monaten nach Abschluss der Laichzeit die gesammten Veränderungen, die im Eierstock dieser Fischart durch die Ovulation gesetzt werden, reparirt sind. Das ist natürlich von Wichtigkeit, damit nicht etwa durch Narben, wie es ja die Corpora lutea sind, die doch im engsten Zusammenhang stehen mit der normalen Funktion des Ovariums, ja durch dieselbe bedingt sind, die Bildung neuer Generationen von Geschlechtsprodukten für längere Zeit verzögert werde. Wir werden sehen, dass, wie BARFURTH hervorgehoben hat, es sich mit der Follikelatresie anders verhält.

Zusammenfassung.

Überblicke ich abschließend die gewonnenen Resultate, so ergibt sich, dass bei den untersuchten Cyclostomen und Knochenfischen die Veränderungen, welchen der Eifollikel nach dem natürlichen Austritt des Eies unterliegt, fast ausschließlich in einer totalen Rückbildung bestehen. Dieser Process ist am reinsten ausgesprochen bei *Coregonus*, wo wir es zu thun haben mit einer einfachen Atrophie des Ganzen. Der Untergang der beiden Hauptbestandtheile des Follikels, des Epithels und des Thecabindegewebes erfolgt gleichzeitig und parallel; höchstens findet sich am Anfange des Processes in der Theca eine Andeutung einer gewissen Progressivität in der

Ausbildung einzelner großer Bindegewebszellen. Dieser Vorgang zeigt sich in weit stärkerem Maße bei *Petromyzon*, wo auch die Theca erst nach dem Untergang des Epithels der Rückbildung verfällt. In beiden Fällen aber fehlt jede aktive Produktion eines neuen Gewebes, das den Namen eines besonderen Körpers, eines *Corpus luteum*, wirklich verdiente; auch der bestehende Hohlraum und dessen bis in die letzten Stadien offene Rissstelle charakterisiren das Gebilde stets als das, was es zu Anfang war, als einen geplatzten Follikel.

Das Endresultat ist indessen für Epithel und Theca verschieden: Das Epithel geht, werthlos geworden, vollständig zu Grunde, die Überbleibsel der Theca aber fügen sich dem Bindegewebe der oberflächlichen Ovarialplatte als deren untrennbare Bestandtheile ein.

Rückbildung des ungeplatzten Follikels (Atresie).

A. *Cyclostomi*.

Der Untergang des ungeplatzten Follikels von *Petromyzon Planeri* oder verwandten Thieren hat bisher eben so wenig einen Bearbeiter gefunden wie die Rückbildung des geplatzten Follikels des gleichen Thieres. Bei der Stellung, welche diese Thierform in der Wirbelthierreihe einnimmt, ist zu einer vollständigen Kenntnis der Follikelatresie der Vertebraten auch eine darauf hinzielende Untersuchung am Neunauge erforderlich.

Meine Präparate boten mir ein, wenn auch nicht lückenloses, so doch ausreichendes Material für das Studium dieser Frage. Die atretischen Follikel fanden sich in sehr verschiedenen Formen der Degeneration, vom ersten deutlich werdenden Beginn des Processes bis zu den letzten noch erkennbaren Resten. Es zeigte sich dabei auch hier, dass sehr verschiedene Stufen des Follikelunterganges in ein und demselben Ovarium liegen und zwar zusammen mit geplatzten Follikeln verschiedener Größe.

Makroskopisch wahrzunehmen und als solche erkennbar sind bei den Größenverhältnissen des kleinen Neunauges im Allgemeinen nur die Anfänge der Atresie bei annähernd ausgewachsenen Eiern. Solche fanden sich in großer Zahl in einem Ovarium, das daneben Corpora lutea enthielt, deren größte vom Typus der Fig. 5 auf Taf. VI waren. Die dicht an den Falten des Eierstockes hängenden Follikel hatten frisch etwa den Durchmesser von 1 mm, und waren von trübweißer Farbe. Meist war ihre Form nicht rund, sondern länglich;

fast alle trugen Einschnitte, ähnlich den ersten Furchen sich entwickelnder Amphibieneier, bald mehr bald weniger lang und tief. Manche Eier zeigten mehr als eine Furche; doch alle diese Einschnitte waren von unregelmäßigem Verlauf und begrenzten ungleiche Segmente des Eies, und unterschieden sich dadurch vom Furchungsprocess.

Dem makroskopischen Anblick entspricht das mikroskopische Bild. Diese Eier werden durch tiefe Falten der Eihaut eingeschnürt, doch nicht vollständig durchgetrennt. Die Abschnitte der Eier sind von ungleicher Größe, wie auch die Ausdehnung der Furchen wechselt. Dieselben sind indessen nicht breiter als genügend um eine Duplikatur des Oolemmis aufzunehmen. Letzteres dringt bis zum Grunde der Einschnitte vor, und die Betheiligung des Oolemmis unterscheidet diese Art der Zerlegung des Eikörpers deutlich und principiell vom Furchungsprocess. Der feinere Bau der Zona ist auch an solchen Stellen unverändert.

Das Ei selbst ist erfüllt mit Dotterkörnern von länglicher Form und einer maximalen Größe von $6\ \mu$. Sie liegen in einem feinfädigen Protoplasmagerüst, von welchem man nur bei guter Färbung, z. B. mit Eisenhämatoxylin, und bei den stärksten Vergrößerungen etwas wahrzunehmen vermag. Eine regelmäßige Vertheilung des Dottermaterials an bestimmte Orte des Eies, wie bei Amphibien und Sauropsiden oder in anderer Art bei Knochenfischen, existirt hier nicht; der Dotter ist gleichmäßig durch das ganze Ei zerstreut. Eine Anschauung von der Struktur des Eikörpers giebt Fig. 15, wo ein kleines peripheres Stück davon dargestellt ist.

Die beginnende Atresie mag es verschuldet haben, dass in vielen Eiern des besprochenen Ovariums da und dort in größeren Partien die Dotterkörner fehlen und einer unregelmäßigen, ziemlich stark färbbaren Masse Platz gemacht haben, in welcher auch von einem Protoplasmagerüst nichts zu sehen ist. Diese Stellen sind nirgends scharf begrenzt, auch nicht bestimmt lokalisiert, und scheinen Ansammlungen von Flüssigkeit zu sein.

Einen ganz ähnlichen Eindruck wie diese Stellen machen die Reste des Eikerns, den man bei genauer Durchmusterung der Serie wohl in den meisten derartigen Eiern noch zu konstatiren im Stande ist. Auch an ihnen sieht man eine fast homogene Masse von länglicher, unregelmäßiger Form und etwas excentrischer Lage. Dieselbe kann bis zu $150\ \mu$ in der Länge und $100\ \mu$ in der Breite messen. Als Kern giebt sie sich zu erkennen durch die scharfe Kernmembran

und durch ihren, wenn auch oft spärlichen Chromatingehalt. Diese Chromatinkörner unterscheiden sich von Dotterkörperchen unter Anderem dadurch, dass sie bei Hämatoxylin-Safraninfärbung im Gegensatz zu diesen das Hämatoxylin bevorzugen. Oft sind sie indessen sehr blass, wie gequollen und vielfach sind an ihrer Stelle nur Lücken in der homogenen Grundlage des Kernes zu sehen. Ein Liningertüst fehlt im Inneren vollständig. Demnach ist kein Zweifel, dass diese Keimbläschen auf dem Wege des Unterganges begriffen sind, wie sie denn überhaupt in manchen Eiern undeutlich oder gar von den oben beschriebenen Flüssigkeitsansammlungen im Dotter nicht zu unterscheiden sind. Die Art und Weise dieser Kerndegeneration deutet klar auf eine Auflösung desselben hin, womit wohl auch eine Aufquellung verbunden ist.

Die ersten Erscheinungen, welche den Untergang annähernd reifer Eier in der Follikelwand begleiten, äußern sich am Epithel. Wo sonst noch keine Veränderung der Follikelhüllen wahrzunehmen ist, finden sich, allerdings sehr vereinzelt, Zellen aus dem Verband der übrigen gelöst und in die oberflächlichen Partien der Zona pellucida eingesunken. Wieder andere, deutlich erkennbar an ihren Kernen sind ganz in das Oolemm eingedrungen. Einige haben die innersten Schichten desselben schon durchbrochen und ragen, z. Th. die Membrana vitellina passierend, in den Dotter vor oder haben sich wohl auch ganz in demselben etablirt. Zwei derartige Zellen sind in Fig. 15 auf Taf. VII dargestellt. Solche Zellen sind zunächst nicht wesentlich verändert, von einer geringen Volumszunahme abgesehen. Der Weg, den sie genommen haben, wird hier und da gekennzeichnet durch eine hellere, nicht ganz scharfrandige Bahn im Oolemm. Dieser Vorgang spielt sich ab an Stellen, wo die Eihaut im Übrigen ganz unverändert erscheint, am häufigsten aber dort, wo dieselbe in tiefen Falten in das Innere des Eikörpers vorgedrungen ist, und einzelne anhaftende Epithelzellen mitgenommen hat.

Eine andere Veränderung des Epithels ist augenfälliger, und auf größere Strecken der Eioberfläche verbreitet. Die Zellen sind ganz bedeutend vergrößert und durch Einschluss einer dichten homogenen Masse dunkler gefärbt. Anfangs war mir diese Erscheinung räthselhaft. Die Zellen mussten von irgend woher Substanz aufgenommen haben. Am nächsten lag es, an die äußere Schicht des Oolemm's zu denken, die an vielen Stellen Verbreiterung, Auflockerung und Ausfransung zeigte. Doch die beschriebene Veränderung des Epithels findet sich auch bei ganz intakter Zona, und fast regel-

mäßig ist an solchen Stellen das Epithel mehr oder weniger weit von der letzteren abgehoben.

Klarheit hierüber erhielt ich durch eine andere Beobachtung. Da und dort drängten sich im Ei selbst vorzugsweise die größten Dotterkörner in das Oolemm hinein, das an solchen Stellen entsprechende, kleine Lakunen erhält. Andernorts sind wieder Dotterkörner mehr oder weniger tief in die Zona eingelagert, und andere endlich haben deren äußere Oberfläche erreicht. Regelmäßig finden sich dort die oben schon von der Kerneinwanderung beschriebenen Bahnen in der Eihaut als hellere, oft gezackte Streifen von der Breite der Dotterkörner, die durchaus nicht immer den Porenkanälchen folgen, sondern oft schräg und im Zickzack verlaufen. Im Gegensatz zu den Bahnen, in welchen Follikelzellen einwandern, verlaufen die Wege der Dotterkörner von innen nach außen, resp. bis zu der Stelle, wo Dotterkörner momentan in der Eihaut liegen. Es ist somit außer Zweifel, dass Dotterkörner aus dem Ei auswandern. Haben sie einmal dessen äußere Oberfläche erreicht, so quellen sie, noch in der Zona liegend, rasch um das Vielfache ihres früheren Volumens auf und erhalten unregelmäßige Formen. In diesem Zustande werden sie zunächst vom Follikelepithel ergriffen und aufgenommen. Trümmer solcher Dotterkörner liegen auch in geringer Zahl in benachbarten Thecagefäßen und im Bindegewebe des Follikels selbst. Dass wir es hierbei, wie bei den Einschlüssen der Epithelzellen mit Dotterkörnern zu thun haben, wird außer durch obige Beschreibung stets bewiesen durch ihren homogenen Bau und ihre mit der Färbung der Dotterelemente im Ei selbst übereinstimmende Tinktion. Wie diese ergreifen sie begierig u. A. Hämatoxylin und Safranin, stimmen also darin mit dem Chromatin überein. Von letzterem unterscheiden sie sich aber, wie schon erwähnt, bei Doppelfärbungen und durch ihre Schwärzung mit Osmium.

Was kann diese Dotterkörner zur Auswanderung veranlassen? Eine aktive Ortsbewegung, wie sie bei Zellen eintreten kann, ist bei Dotterelementen nicht denkbar. Es könnte ein Druck im Inneren sie herauspressen. Woher aber soll ein solcher Druck kommen? Im Ei selbst kann er seinen Ursprung nicht haben; dagegen spricht die starke Faltung der Eihaut. Dass die Umgebung des Eies dasselbe komprimirt, ist nicht wahrscheinlich; denn zwischen dem Ei und seinem Follikel bestehen oft breite Spalten. Alles das spricht eher für Schrumpfung des Eies als für Drucksteigerung.

Der Inhalt der genannten periovulären Spalträume giebt uns

einen Fingerzeig. Wir finden darin spärliches Gerinnsel von gleicher Färbung und gleichem Bau, wie es auch im Dotter oft in breiten Komplexen auftritt. Die einfachste Erklärung ist also die, einen Austritt intravitelliner Flüssigkeit anzunehmen. Beim Erlöschen der vitalen Funktionen im Ei, parallel mit einer Druckverminderung in der Umgebung, wie sie durch Entleerung zahlreicher Eier und wohl auch durch Rückzug größerer Blutmengen aus dem Ovarium gesetzt wird, liegt darin nichts Auffälliges. Das zugegeben, bietet die Annahme, dass durch die austretende Flüssigkeit freigewordene Dotterkörner mitgerissen werden, keine Schwierigkeit. So erklärt sich auch die Faltung der Zona, die bei Verminderung des Einhaltes eintreten muss.

Interessant ist hierbei die Erkenntnis, mit welcher Leichtigkeit auch die unverletzte Eihaut von corpusculären Elementen von ziemlicher Größe in beiden Richtungen durchsetzt wird. Es bedarf hierzu keineswegs breiter vorgebildeter Kanäle; denn wie schon gesagt halten sich die durchwandernden Körper nicht einmal an die Radiärstreifung. Offenbar genügt hierfür der Zustand, in welchem sich das Oolemm bei Eiern im Beginn der Degeneration befindet, der demnach einer steifen Gallerte entsprechen mag. Nichts hindert anzunehmen, dass die Zona auch beim reifen ovulirten Ei eine ähnliche Umwandlung eingeht, und die s. Z. viel diskutierte Frage nach dem Eintritt der Spermatozoen ist gelöst, auch wo keine besonderen Eingangspforten hierfür vorhanden sind.

Forschen wir dem Schicksal der in das Ei gedrunghenen Follikel-epithelzellen weiter nach, so finden wir bei *Petromyzon* im Princip dasselbe, was G. RUGE (27) von *Siredon* und *Salamandra* beschreibt. Nehmen die außerhalb des Eies liegenden Epithelzellen begierig die ihnen entgegentretenden Dotterbestandtheile auf, so gilt dasselbe auch für die intravitellin gelegenen Zellen.

Fig. 16 stellt eine solche Zelle dar, die von der zunächst gelegenen Stelle der Eihaut etwa um die Breite ihres Körpers entfernt ist; sie hat daher ihre Wanderung ins Innere des Eies fortgesetzt. Dabei hat sie an Volumen bedeutend zugenommen; sie misst jetzt $32\ \mu$. Dieses Wachsthum bezieht sich hauptsächlich auf das Protoplasma, aber auch der Kern ist, wenn auch in geringerem Maße größer geworden. Letzterer besitzt ein schönes Chromatingerüst und wie die anderen Epithelzellen ein großes Kernkörperchen. Der Zellleib ist dicht angefüllt mit Dotterkörnern von verschiedener Größe und verschiedener Dichte der Färbung. Dazwischen liegen auch Häufchen

kleiner gelblicher Körnchen, wie man sie auch sonst als Zerfallsprodukte des Dotters findet. Die abgebildete Zelle ist begrenzt von einer Art leicht gewellter Membran, offenbar einer etwas dichteren Schicht ihres Protoplasmas. Die nächste Umgebung der Zelle ist frei von Dotterkörnern, erst im weiteren Umkreis finden sich solche aber in sichtlich verändertem Zustand.

Ähnliche Zellen finden sich da und dort mehr oder weniger tief in das Innere des Eies eingedrungen; ich will sie Dotterzellen nennen. Alle derartigen Eier zeigen deutliche Erscheinungen von Degeneration; doch lässt sich in vielen das Keimbläschen noch mit Sicherheit nachweisen. Da somit ein genetischer Zusammenhang solcher Dotterzellen mit dem Eikern außer Betracht fällt, ist ihre Ableitung von Follikelepithelzellen, die auf dem oben beschriebenen Weg eingedrungen sind, gesichert. Ich befinde mich damit, wie mit meiner Ansicht von der Bedeutung dieser Zellen in Übereinstimmung mit den oben citirten Beobachtungen von G. RUGE. Alle Umstände weisen darauf hin, dass diese Dotterzellen eine Auflösung der Dotterbestandtheile besorgen und damit die Wegschaffung derselben aus dem Ei befördern. Im Gegensatze aber zu den Amphibien, wo sie nach RUGE ganze Lagen im Ei bilden, zeigen sie sich bei *Petromyzon* nur ganz vereinzelt; ihre Bedeutung in der Follikelatresie tritt also hier gegen dort zurück.

Was die Theca des Follikels anbetrifft, so zeigt sie auf diesem Stadium wenig Charakteristisches. Wie schon erwähnt, enthält sie an einigen Stellen isolirte kleine Dotterkugeln; zudem ist sie an Orten, wo das Follikelepithel, wie oben gesagt wurde, verdickt ist, ebenfalls etwas verbreitert und lässt deutlicher ihre Schichtung erkennen. An solchen Stellen sind auch ihre Blutgefäße stärker entwickelt; eine Betheiligung derselben aber an der Resorption des Eies durch Einwachsen in dasselbe, wie RUGE es bei Amphibien fand, tritt hier nicht ein. Eben so wenig konnte ich Blutzellen, weder rothe noch farblose, im Ei oder in dessen Umgebung frei beobachten.

Weiter degenerirte Follikel sind in meinen Präparaten vom Neunauge in allen Formen zahlreich vertreten. Einen mittleren Grad von Atresie habe ich in Fig. 17 dargestellt. Dass es sich thatsächlich um einen ungeplatzen Follikel handelt, wird mit Sicherheit erwiesen durch das darin enthaltene Ei. Vom Keimbläschen ist an keinem Schnitte eine Spur zu entdecken. Der Eikörper enthält noch größere Mengen von Dotterkörnern, die allerdings zwischen sich weite Lücken offen lassen. Auch hier sind sie ausgezeichnet durch ihre

frühere charakteristische Färbung: sie schwärzen sich mit Osmium, eben so mit Eisenhämatoxylin, zu dem sie wie zu Safranin eine besondere Affinität besitzen; im vorliegenden Präparat sind sie durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt. Dazwischen liegen zerstreut feinste gelbe Körnchen, die wie es scheint, weder für Osmium noch für Farbstoffe empfänglich sind, Pigmentkörner, die als Zerfallsreste des Dotters zu betrachten sind.

Die Dotterelemente sind, wie auch früher, von verschiedener Größe; doch sind die größten, die sich in reifen Eiern so zahlreich finden, hier nicht anzutreffen. Es sind fast nur Körner der kleinsten Sorte. Das kann seinen Grund darin haben, dass das betreffende Ei bei beginnender Atresie vom Reifezustand noch weit entfernt war. Andererseits ist nicht ausgeschlossen, dass dies Ei doch auch große Dotterkugeln enthalten hat, die nur hier zerkrümelt oder weggeführt worden sind, wofür Beispiele aus früheren Stadien der Eidegeneration herangezogen werden können. Auch die Dicke der Zona pellucida spricht dafür, dass dies Ei immerhin eine ziemliche Größe erreicht haben musste.

Dotterzellen sind auch in diesem Ei noch vorhanden (Fig. 17 DZ) doch nur klein, nicht größer als gewöhnliche Follikelepithelzellen, wohl desshalb, weil sie für die Resorption des Dotters an Bedeutung eingebüßt haben. Zellen, die nach dem oben Angeführten wohl auch als Abkömmlinge des Epithels anzusprechen sind, liegen hier und da im Oolemm. Sie gleichen durchaus den Follikelepithelien, die zwischen Zona und Theca liegen. Die Kerne beider sind oval mit zartem blassen Chromatingerüst und oft einem gut ausgezeichneten Nucleolus versehen. Das Protoplasma ist unter Umständen zart, unscharf; in vielen Fällen trägt es auch hier im Follikelepithel aufgespeicherte Dotterkörner, allerdings nur kleinster Art, entsprechend dem Dotter des Eirestes. So können außerhalb des Eies liegende Epithelzellen ganz das Aussehen jener mit Dotter gefüllten Zellen bieten, wie sie im Inneren des Eies vereinzelt erscheinen. In Fig. 17 sind nur wenige Follikelzellen mit Dotterinhalt abgebildet; auf anderen Schnitten desselben Follikels sind sie manchmal häufiger und größer.

Leicht kenntlich ist im Bilde die kräftig mit Safranin gefärbte Zona pellucida. Sie ist stark in Falten gelegt und zeigt keine Spur mehr von ihrer frühern Schichtung. In beiden Umständen lässt sich die Weiterentwicklung dessen erkennen, was wir schon im Beginn der Atresie beobachteten. Nur tritt hinzu ein Zerfall des Oolemmas

in radiärer Richtung, wie dies besonders im Abschnitt rechts der Fig. 17 zu sehen ist. Mancherorts, besonders in der linken Hälfte des Bildes, tritt auch eine Vacuolisirung der Zona auf. Beide Vorgänge führen zu einer Auflösung vom Oolemm, wie sie u. A. auch daran zu erkennen ist, dass die Eihaut lückenhaft geworden ist.

Die Entwicklung der bindegewebigen Follikelhülle hat große Ähnlichkeit mit den Veränderungen, welche die Theca bei Bildung des Corpus luteum eingeht. Eine Membrana propria tritt auch hier mit großer Schärfe auf, doch weniger kräftig als beim geplatzten Follikel. Außerhalb davon liegt eine innere Thecaschicht mit den gleichen hellen Zellen wie beim Corpus luteum. Die Theca ist ebenfalls ähnlich gebaut wie dort und besteht aus dichten Bindegewebszügen mit flachen Zellen. Das Epithel des umgebenden Lymphraumes, welches in der Fig. 17 das Ganze überkleidet, ist ebenfalls höher als bei unveränderten Follikeln. Es ist dies ein Beweis dafür, dass dieser atretische Follikel früher einen weit größeren Umfang besessen hat.

Fig. 18 hat in ihrem äußeren Habitus große Ähnlichkeit mit einem im vorhergehenden Kapitel geschilderten Corpus luteum (Fig. 3, Taf. VI). Dass es sich hier aber um einen ungeplatzten und atretischen Follikel handelt, wird ohne Weiteres klar bei Betrachtung des darin enthaltenen Eirestes. An demselben ist allerdings weder vom Keimbläschen noch vom Dotter eine Spur zu erkennen. Als Beweis für die Einatur des Follikelinhaltes finden wir hier nur noch das stark zusammengefallene Oolemm. Dasselbe ist noch mehr zerklüftet als zuvor; es färbt sich noch in toto intensiv mit Safranin, wobei allerdings manche Stellen blasser erscheinen.

Der Dotter ist nun aber nicht vollständig verschwunden, nur ist er aus dem Inneren der Eihaut in deren Umgebung gedrungen, so dass diese mit Dotterbestandtheilen überschwemmt erscheint. Mit solchen vollgepfropft sind einige Epithelzellen, die sich in der Fig. 18 links neben dem Eireste befinden. Andere Epithelzellen, mehr rechts gelegen (*FE*), sind wieder frei davon. Bemerkenswerth ist auch die Verminderung der Epithelzellen an Zahl. Man darf annehmen, dass dieselben, nachdem die Entfernung des Dotters aus dem Ei beendet ist, ihre Rolle ausgespielt haben und nun ihrerseits der Auflösung anheimfallen.

Die Dotterkörner wurden vom Epithel offenbar an das Bindegewebe weitergegeben, denn auch in den Zellen des letzteren, hauptsächlich in der inneren Theca, finden sich reichlich Produkte des

Dotters, kenntlich an der intensiven Schwärzung. Im Bindegewebe treffen diese Elemente auf Gefäße, und es liegt die Vermuthung nahe, dass sie von diesen weiter transportirt werden. Und in der That finden wir in den Gefäßen sowohl der Theca wie in der Umgebung freie Dotterkörner kleinster Art und große runde Zellen, oft zwei- oder dreikernig, mit ihnen dicht angefüllt. Das sind offenbar Lymphzellen, die durch Aufnahme des Dotters in ihrem Protoplasma stark angeschwollen sind (siehe Fig. 18 oben).

Jene schwarzen Dotterkörner füllen indessen auch die fixen Zellen der Theca. Ganz besonders zeigen die großen Zellen der Interna eine Vorliebe für Dotterreste, die sie, sei es direkt, sei es indirekt durch das Epithel vom zerfallenden Ei beziehen. Da ihre Zellen dadurch wachsen, ist sie breiter und stellenweise mehrschichtig geworden. Dasselbe gilt für die deutliche Verdickung der äußeren Thecaschicht, die weiter keine bedeutenden Änderungen erfahren hat. Wo sie größere Dottermassen einschließt, ist sie etwas aufgelockert und ihre Grenze gegen die innere Schicht unscharf.

Schließlich sei noch besonders aufmerksam gemacht auf die hier, wie im geplatzten Follikel gut ausgebildete *Membrana propria*, die allerdings an einer Stelle, wohl in Folge von Schiefschnitt, lückenhaft ist. Wer indessen etwa glauben möchte, dass das, was ich als die *Zona* des untergegangenen Eies gedeutet habe, eine verquollene *Membrana propria* ist, der wird durch das gleichzeitige Vorhandensein der genannten Grenzmembran eines Besseren belehrt.

In Fig. 19 endlich ist so ziemlich das letzte deutlich erkennbare Stadium von Follikelatresie beim Neunauge dargestellt. Zum Vergleiche habe ich daneben ein benachbartes *Corpus luteum* der gleichen Größe abgebildet. Die große Ähnlichkeit beider ist augenfällig. Würde sich das als Atresie bezeichnete Gebilde nicht durch den Besitz eines *Oolemmarestes* vor dem anderen auszeichnen, so möchte man beide für identisch halten.

Das *Corpus luteum* bildet eine Übergangsstufe zwischen den im vorherigen Kapitel unter Fig. 6 und 7 der Taf. VI beschriebenen, und ist wie jene beiden ein und demselben Ovarium entnommen, dem auch die Fig. 4 der betreffenden Tafel angehört. Ob die Zellen in seinem Centrum noch dem Follikelepithel angehören, mag dahingestellt bleiben; wahrscheinlich ist dies im Vergleich mit ähnlichen und jüngeren Stadien u. A. auch mit der citirten Fig. 6 nicht. Es sind wohl eher wie dort Theile des Follikelbindegewebes, die von der *Membrana propria* frei geworden oder durch diese eingedrungen

sind. Die letztere Membran ist im Ganzen ähnlich gebaut wie in Fig. 6, also relativ breit und aufgelockert. Für Safranin ist sie, wie in Fig. 19 zu sehen ist, sehr empfänglich. Doch hält sie im Gegensatz zu Eihautresten bei der Differenzirung der Eisenhämatoxylin-Präparate die schwarze Färbung länger fest als diese und kontrastirt dadurch bei Safraninnachfärbung schön mit dem rothen Oolemma. Eine innere Thecaschicht ist in Fig. 19 noch durch wenige Zellen undeutlich vertreten; die äußere hat ganz die Struktur der Ovarialplatte angenommen, in welcher sie eingefügt ist.

Das eben Gesagte gilt auch von den Bindegewebshüllen des atretischen Follikels. Einzelne Zellen im rechten Theil der Figur scheinen auch hier der inneren Theca angehört zu haben; doch hat sich eine Verschmelzung beider Schichten zu einem Gewebe ähnlich dem Ovarialstroma im Übrigen schon vollzogen, wie dies auch im Endstadium des Corpus luteum der Fall ist. Eine Membrana propria ist im atretischen Follikel auch hier noch streckenweise vorhanden, doch bei Weitem schwächer als im geplatzten Follikel, bei welchem sie überhaupt stets bedeutender entwickelt ist.

Der noch übriggebliebene Theil des Oolemmas ist stark zusammengedrängt und dick. Er ist sehr fein granulirt und ungleichmäßig ob schon noch kräftig gefärbt; da und dort ist er von Vacuolen durchsetzt. In der Zona liegen einige Kerne z. Th. von chromatolytischem Bau, die nach Ort und Beschaffenheit wohl mit den hier früher aufgefundenen Follikelepithelzellen zu identificiren sind. Es ist indessen nicht ausgeschlossen, dass es theilweise wenigstens Bindegewebs-elemente sind, die später das ganze Gebilde durchziehen. Vom Dotter ist trotz der zu seinem Nachweis geeigneten Färbung weder im Follikel noch in seiner Nachbarschaft irgend eine Spur zu entdecken. Da er nach der Größe des Zonarestes zu schließen auch in diesem Ei vorhanden gewesen sein musste, ergibt sich daraus, dass die oben vertretene Ansicht von der Wegführung des Dotters aus dem Ei richtig ist.

Bei anderen atretischen Follikeln von gleicher oder etwas geringerer Größe findet man öfter eine blasse Färbung der Eihautreste, die bis zur Farblosigkeit gehen kann in gleichen Präparaten, in welchen sich anderswo intensiv gefärbte Oolemmatheile vorfinden. Hierdurch und durch eine fortschreitende Zerklüftung und Verkrümmung der Zona wird diese schließlich ganz zum Verschwinden gebracht. Damit ist zugleich das Charakteristische des untergehenden, ungeplatzten Follikels verloren gegangen. Und da sich gleichzeitig

auch die frühere Höhlung schließt und die Theca schon vorher im Bau durchaus mit der Lamina ovarii übereinstimmt, so hat auch der atretische Follikel als solcher zu existiren aufgehört und ist ein Theil des Ovarialstromas geworden. Er erleidet so das gleiche Endschicksal, das wir schon beim geplatzten Follikel kennen gelernt haben.

Versuchen wir nun noch über das Alter der atretischen Follikel und über die Zeitdauer ihres Untergehens Einiges zu erfahren, so müssen wir natürlich von genauen Zahlen absehen. Doch ergeben sich aus meinen Präparaten immerhin eine Reihe von Schlüssen.

Die zuerst beschriebenen Stadien liegen in einem Ovarium neben Corpora lutea, deren jüngsten eines in Fig. 5 Taf. VI abgebildet ist. Diese Anfänge von Follikelatresie sind also wohl gleichaltrig oder etwas jünger, als die geplatzten Follikel der abgebildeten Art. Denn bis zum Sprunge dieser Follikel konnte meiner Ansicht nach die Ovulation ungestört vor sich gehen; dann aber wurde sie durch äußere Momente unterbrochen; und ein solcher äußerer Umstand, der das bewirken konnte und jedenfalls auch bewirkt hat, war der Fang und die Verbringung der Thiere in andere Lebensbedingungen. Dies Ereignis war eingetreten 14 Tage, bevor ich die Thiere zur Präparation bekam. Da bei anderen Exemplaren nun noch eine Eiablage in größerem Umfang in der Gefangenschaft stattgefunden hatte, ist das auch von dem Fische anzunehmen, dem die großen atretischen Eier angehörten. Eine Ovulation konnte so lange noch erfolgen, als noch reife oder in Ansreifung begriffene Eier im Ovarium lagen, um dann zu sistiren. Die nach diesem Zeitpunkte noch im Eierstock befindlichen Eier verfielen der Atresie. Nach dem Allen zu schließen entspricht das zuerst beobachtete Stadium von Follikelatresie also ungefähr einem Corpus luteum von acht Tagen.

Was die Atresieformen von Fig. 17—19 anbetrifft, so ist eine Zeitbestimmung hier bedeutend unsicherer. Anzunehmen, dass dieselben aus einer Laichperiode des Vorjahres stammten, verbietet sich, ganz abgesehen davon, dass eine zweimalige Laichzeit für dasselbe Individuum noch zweifelhaft ist, aus verschiedenen Gründen. Ist die oben ausgeführte Berechnung vom Beginn der Atresie richtig — auf einige Tage mehr oder weniger kommt es dabei nicht an, — so verläuft der Degenerationsprocess zwar langsamer als die Rückbildung geplatzter Follikel, doch immer noch ziemlich rasch. Dauerte er über ein Jahr, so wäre das Nebeneinanderliegen der verschiedensten

Stadien von Atresie in einem Ovarium nicht verständlich; das kann nur bei relativ rapidem Follikeluntergang der Fall sein. Wir werden also zu der Annahme gezwungen, dass die weiter fortgeschrittenen Stadien der Atresie doch von Altersgenossen derjenigen Eier abzuleiten sind, welche in der Laichperiode des Fangjahres abgelegt worden sind. Ihre weitgehende Degeneration wird ausreichend erklärt durch die Annahme, dass diese nicht entleerten Eier zwar schon erheblich groß (weil ziemlich dotterreich) gewesen sind, doch vor Eintritt der Reife abgestorben sind.

Der in Fig. 20 Taf. VII von *Myxine glutinosa* abgebildete Körper soll am Schluss des folgenden Abschnittes Besprechung finden.

B. Teleostei.

Dass nicht abgelaichte Eier von Knochenfischen im Eierstock untergehen, wurde schon mehrfach konstatiert, so von RATHKE für *Blennius*, von MIESCHER (18) für *Salmo*, BROCK (4) und OWSIANNIKOW (21) für andere Formen. Auch die Beobachtungen von HIS (13, 14) über das Eindringen von Zellen in Fischeier gehören, wie G. RUGE (27) u. A. hervorhebt, in die gleiche Kategorie. Genauer wurde der Process von BARFURTH (3) studiert an der Bachforelle. Er lieferte den histologischen Nachweis, dass solche Eier, wenn das Thier aus Mangel an geeigneten Laichplätzen oder in Folge ungeeigneter Ernährung nicht ablaicht, im Ovarium resorbiert werden. Bleiben größere Mengen dieses Materials im Eierstock liegen, so wird derselbe auf ein Jahr hinaus und länger zur Produktion neuer Geschlechtsstoffe unfähig und neigt zu allgemeiner Entartung. An reifen Eiern tritt die Resorption in zwei Formen auf, als fettiger Zerfall und als schleimige Entartung. Am längsten widersetzt sich die Eihaut der Auflösung. Ähnlich können auch unreife Eier untergehen. Dass sich auch die Granulosa an der Resorption mit beteiligt, muthmaßt BARFURTH u. A. aus einer namentlich bei jüngeren Eiern auftretenden Verdickung.

Meine Untersuchungen haben mir in dem verwandten *Coregonus* ein Objekt zugeführt, das reichlich Gelegenheit bietet, atretische Vorgänge in mannigfaltiger Form zu studiren. Die Laichgewohnheiten dieses Fisches mögen hierzu das Ihrige beitragen.

Untergang ausgewachsener Eier habe ich in den Anfangsstadien nicht gefunden. Von einem annähernd reifen Ei stammt indessen ein späteres Stadium der Atresie, abgebildet in Fig. 21 auf Tafel VII. Das ganze Gebilde misst im Durchmesser fast 1 mm.

Vor allen Dingen fällt hier die gefaltete Zona pellucida in die Augen. Sie ist, verglichen mit derjenigen des ausgereiften Eies verschmälert; sie misst hier nur $10\ \mu$, gegen dort $20\ \mu$; auch ist ihre Dicke nicht überall gleichmäßig. Von ihrer feineren Struktur ist kaum bei den stärksten Vergrößerungen noch eine Andeutung der Radiärstreifung und der konzentrischen Schichtung zu erkennen.

Außen wird sie umgeben von einem sehr lockeren Gewebe, in welchem man neben zarten Bindegewebszügen auch dicht auf dem Oolemm zerstreute Gruppen von Epithel unterscheiden kann. Im Thecagewebe liegen in dünnwandigen Gefäßen ziemlich zahlreiche rothe Blutkörperchen und einzelne freie Leukocyten daneben.

Das Innere des Eies ist zum größten Theil leer. Direkt unter dem Oolemm liegt eine mehrfache, geschlossene Schicht kleinerer Zellen, an die sich mehr nach innen größere Elemente anschließen. Die letzteren weisen sich durch den Besitz von Kernen ebenfalls als Zellen aus; einzelne indessen sind kernlos oder zeigen nur Spuren eines Kernes. Sie alle zeichnen sich durch den Besitz einer feinkörnigen durch Safranin sich färbenden Masse aus, sie enthalten also, wie aus Vergleichen hervorgeht, Reste von Dottersubstanz. Das Gebilde erinnert an das was BARFURTH in Fig. 9 seiner citirten Abhandlung bringt. Ob es sich aber auch bei mir um ein Ei handelt, dessen Reifezeit um zwei Jahre zurückliegt, kann ich nicht sagen, möchte es aber bezweifeln, da BARFURTH's Abbildung die Zellschicht innerhalb der Zona fehlt, also wahrscheinlich untergegangen ist. Auch ist der Umfang meiner Zona viel weniger reducirt als die BARFURTH's.

Diese Zelllage in der Peripherie des untergehenden Eies erinnert ganz an das, was RUGE in seiner mehrfach erwähnten Arbeit von Amphibien beschreibt. Sie trägt ganz epithelialen Charakter, indem ihr Gefäße und Bindegewebsfasern fehlen. Ihr Eindringen von außen in das Ei wird wahrscheinlich gemacht nicht nur durch die analogen Beobachtungen bei Petromyzon, sondern auch durch direkte Befunde am vorliegenden Präparat, in welchem da und dort Kerne im Oolemm nachweisbar sind. Eine solche zusammenhängende epitheliale Zelllage im Eikörper bezeichne ich als Dotterepithel.

Einen deutlicheren Begriff vom Gang der Atresie in großen dotterreichen Eiern bieten die Figg. 22—24. Dass das Ei der Fig. 22 ein großes gewesen sein muss, geht nicht nur hervor aus seinen Maßen (das betr. Objekt hatte einen größten Durchmesser von $640\ \mu$) sondern noch klarer aus seiner wohlentwickelten Zona und den

großen Kugeln sekundären Dotters. Diese Dotterelemente, die sogen. Öltropfen, finden sich nur in Eiern von einem Durchmesser von ca. 1 mm und wachsen mit dem Ei an Größe, so dass sie in reifen Eiern schon mit bloßem Auge wahrnehmbar sind. Die Größe der Dotterkugeln im Ei von Fig. 22 entspricht einer Eigröße von mindestens 1,5 mm.

Die Umhüllungen des betreffenden Eies sind noch deutlich erkennbar als Follikelepithel (*FE*) und Theca (*Th*) sowie als perifollikulärer Lymphraum (*Si.ly*). Die Theca ist bedeutend dicker, als wir sie bei gesunden Eiern zu sehen gewohnt sind. Ihr Gewebe ist aufgelockert durch ziemlich weite Gefäßbahnen. Eine äußere und innere Grenzlamelle ist stellenweise gut zu unterscheiden. Die Thecazellen haben, wie zu erwarten ist, ihre abgeplattete Form gegen eine höhere eingetauscht.

Nach innen von der Theca liegt das Follikelepithel, doch nicht überall in kontinuierlicher Schicht. Die Zellen, meist niedrig-kubisch, liegen unregelmäßig in einer oder mehreren Lagen. Eine Häufung des Epithels zeigt sich besonders an solchen Stellen, wo die Eihaut von breiten Lücken unterbrochen ist. Durch solche Lücken kann sich das Follikelepithel fortsetzen ins Innere des Eikörpers und dort in Zusammenhang treten mit Zellen, welche sich in den peripheren Lagen des Dotters ausbreiten (Fig. 22 *DE*). Diese sind offenbar identisch mit dem Dotterepithel der Fig. 21 und ihre Zusammengehörigkeit mit dem Follikelepithel tritt am Präparat von Fig. 22 klar zu Tage. Eine oberflächliche Schicht, die dem Oolemm dicht anliegt, unterscheidet sich nicht vom Follikelepithel. Die Zellen sind nicht größer als diese, theils von hellem, theils von körnigem, mit Hämatoxylin stark färbbarem Protoplasma. Die meisten davon sind frei von Dottersubstanz. Mehr gegen die Mitte des Eies liegen die Zellen weniger dicht. Sie haben theils große unregelmäßig begrenzte Körper, die mit Dottermasse gefüllt sind, theils sind sie langgezogen von fädigem Protoplasma und bilden damit den Übergang zu Zellen, welche in der noch ziemlich unveränderten centralen Partie des Eies liegen und oft durch Aneinanderreihen dieselbe in Abtheilungen zerlegen. In allen Theilen des Eies liegen große und kleine Dotterelemente (im abgebildeten Präparat theilweise durch Terpentin ausgelaugt), die im Inneren ganz den Charakter und die Anordnung des Dotters in großen Eiern zeigen, in der Peripherie aber durch feinkörniges Material vertreten werden. Es sind dies letztere dieselben Dottertrümmer, die wir auch im Dotterepithel sehen. Solche Zerfallsprodukte des Dotters

liegen auch da und dort außerhalb der Eihaut im Follikelepithel und in den Maschen und Gefäßen der Theca. An der Fig. 22 ist dies leicht zu erkennen an der schwarzen Farbe dieser Substanz.

Das Oolemm ist in der ganzen Peripherie des Eies vorhanden. Seine Dicke wechselt, doch ist sie durchschnittlich größer als am reifen Ei. Eine Radiärstreifung ist selten noch wahrzunehmen, doch deutlich ist ein Zerfall der Zona in querer Richtung. Blutgefäße habe ich weder im Ei selbst noch im intraovulären noch perioovulären Epithel gesehen.

Der Vergleich mit dem Präparat von Fig. 21 ist einfach. Der in Fig. 22 sichtbare, wenig veränderte Dotter im Centrum fehlt in jenem Ei, wahrscheinlich in Folge vorausgegangener Auflösung, dagegen haben sich die peripheren Zelllagen des Dotterepithels erhalten. Die Zona ist in Fig. 21 weniger verändert; es war demnach wohl das betreffende Ei größer und mit fester konsolidirter Eihaut versehen als das von Fig. 22. Die verschiedenen Dickenverhältnisse der Follikelhüllen, speciell der Theca, sind wohl verschuldet durch einen rapiden Untergang des Eies der Fig. 22.

Einen bedeutenden Fortschritt der Atresie erkennt man in Fig. 23, deren Original 368 μ Durchmesser hat. Das Stadium wird durch zahlreiche Zwischenstufen mit dem vorher beschriebenen verbunden. Man erkennt darin die Reste der Zona, die, zusammengeknäuelte, einen großen Theil des Körpers einnimmt. In der linken Hälfte desselben ist sie noch einigermaßen zusammenhängend, während sie rechts in viele Stücke zerfällt. Von einer besonderen Struktur ist hier natürlich nichts mehr zu sehen. An dieser Figur lässt sich schön die Veränderung erkennen, welcher das Oolemm beim Untergang des Eies verfällt. Dasselbe verquillt hyalin und faltet sich. Die stärksten Falten werden zu Bruchstellen; der Verfall schreitet zu immer kleineren Bruchstücken fort und endigt als körniger Detritus, der durch den Stoffwechsel des Grundgewebes beseitigt wird.

Weniger gut lassen sich die Vorgänge der Follikelhüllen erkennen. Der Eikörper ist als solcher verschwunden und an seiner Stelle finden sich außer den Zonaresten Zellen verschiedener Größe. Einige größere, einzeln oder in Gruppen liegend, sind angefüllt mit Körnchen geschwärzten Dotters. Von letzterem liegen da und dort auch freie Partikel herum, entweder als schwarze Kügelchen oder als feinkörnige gelbliche Masse. Bei Vergleichung mit dem vorhergehenden Präparat und anderen ähnlichen, ist es wahrscheinlich, dass diese erstgenannte Zellform dem eingedrungenen Follikelepithel an-

gehört; doch fehlt an diesem Objekt in Folge der Überladung großer Partien mit Dotter eine scharfe Grenze gegen das Bindegewebe.

Das Stroma bildet hier nicht eine breite wohlbegrenzte Theca. Als ganz dünne Hülle, die stellenweise mit dem Bindegewebe der Umgebung zusammenhängt, umgibt es den Eirest. Mancherorts dringen radiäre Züge von Fasern mit schmalen Zellen ins Innere vor, so dass dort ein ziemlich regelloses Gemenge von Überbleibseln des Eies, von Epithel und Bindegewebe entsteht. Blutgefäße habe ich auch hier nur in den peripheren Bindegewebspartien beobachtet.

Die Art und Weise, wie sich die Degeneration eines solchen Eifollikels weiter gestalten wird, lässt sich aus dem Gesagten leicht entnehmen. Die Zona pellucida zerfällt schließlich vollständig und was noch vom Dotter bisher übrig blieb, wird allmählich von den eingedrungenen Zellen aufgenommen. In diesem Sinne arbeiten von Anfang an die Follikelepithelien an seiner Zerstörung, aber auch Bindegewebszellen beladen sich mehr und mehr damit. Auch Leukocyten mögen jetzt mit eingreifen, doch sind dieselben schwer zu unterscheiden. Jedenfalls bin ich mit BARFURTH darin einig, dass ihre Thätigkeit erst in ziemlich späten Degenerationsstadien beginnt. Die Blut- und Lymphgefäße indessen sind natürlich schon von Anfang des Processes an mitthätig, sobald es gilt, die zu resorbirenden, aus dem Ei herausgeschafften Stoffe weiter zu transportiren. Die Zellen des Follikels, in erster Linie die Epithelien, sind zwar wohl geeignet, die Dottermassen für die Entfernung vorzubereiten, quasi zu verdauen und nach der Peripherie des Follikels zu befördern, den weitem Abschub von dort an müssen Gefäße besorgen. Dabei werden nun die Leukocyten eher eine Rolle spielen können.

Auf dem geschilderten Wege erhalten wir ein Bild, wie es Fig. 24 darstellt. Dasselbe misst in der längsten Richtung 340 μ . Ein Rest des Oolemmas ist noch vorhanden (*Ool*), aber auf eine Ecke des Gebildes beschränkt. Der ganze übrige Theil des atretischen Follikels wird eingenommen von einem Maschenwerk feiner Bindegewebslamellen mit schmalen Kernen, zwischen welchen Gruppen rundlicher Zellen liegen. Die ganze Anordnung ist von ziemlicher Regelmäßigkeit. Bei genauer Betrachtung ist eine Rinde von 10—12 μ Breite erkennbar, bestehend aus einem Gewebe, das der Theca mittlerer Corpora lutea ähnlich ist. Es besteht aus zwei stärkeren Lamellen von Bindegewebe, zwischen welchen loser vertheilt rundliche Zellen und kleine Gefäße liegen. Von jener inneren Grenz-

lamelle ausgehend, durchdringen die oben geschilderten Septen mit spärlichen schmalen Gefäßen den übrigen Theil des Körpers. An einer kleinen Stelle desselben in der Nähe des Zonarestes fehlt das Bindegewebe. Dort sind einzelne rundliche Zellen lose zusammengehäuft (Fig. 24 *DE*). Diesen ähnlich erscheinende Zellen füllen die Lücken zwischen den Bindegewebszügen des Gebildes. Alle sind ziemlich groß, 15 μ , und enthalten neben dem blassen Kern im Protoplasma reichlich kleinste Dotterelemente, sowohl als gelbliche wie als mit Osmium geschwärzte Körnchen. Im Vergleich mit anderen Präparaten muss ich die losen Zellen bei *DE* für Dotterzellen, also Abkömmlinge des Follikelepithels halten, und als solche sind wohl auch die Zellnester in den Bindegewebsmaschen anzusprechen. Übrigens sind auch hier die Epithelzellen nicht die einzigen, welche Zerfallsprodukte des Dotters enthalten. Solche finden sich, hauptsächlich als gelbe Modifikation, in der Rinde und in den Septen.

Die Eier, deren Untergang ich bis jetzt beschrieben habe, waren in ihrer Entwicklung schon bis zur Ausbildung eines starken Oolemmas gelangt, und diese war es vor Allem, die der Atresie ein charakteristisches Gepräge gab. Nun degeneriren aber auch zahlreiche Eier, die noch keine oder doch nur eine schwache Zona ausgebildet hatten. Typen hiervon haben in den nächstfolgenden Figuren Berücksichtigung gefunden.

Eines dieser Eier ist in Fig. 25 dargestellt. Seine Größe ist 384 μ . Im Verhalten des Eidotters zeigt es ungefähr das gleiche Bild, wie Fig. 22. Da das Präparat nur mit Formalin und nicht mit Osmiumgemisch fixirt wurde, sind an Stelle der großen Öltropfen nur die leeren runden Höhlen zu sehen. An verschiedenen Stellen sind größere solcher Hohlräume konfluirt. Dazwischen liegt ein protoplasmatisches Netz, das in seinen Zügen, nach dem schwammigen Aussehen zu urtheilen, zahlreiche kleinere Dottertröpfchen einschloss. Dieses Protoplasma ist durchsetzt von zahlreichen zerstreuten mit Hämatoxylin färbbaren Körpern, die sich zum großen Theile durch ihren Bau als Zellkerne mit kleinem Protoplasmasaum zu erkennen geben; in Größe und Aussehen stimmen sie überein mit den Epithelzellen des Follikels. Es sind die Dotterzellen (*DZ*) der Fig. 22. In gleicher Weise vertheilt liegen eben so gefärbte Körnchen, bedeutend kleiner, homogen, ohne Kernstruktur. Zum Theil sind es Stücke von Eiprotoplasma, die, zusammengedrängt zwischen den Dotterkugeln, einen dichteren Bau angenommen haben. Andere runde dunkle Körperchen rühren vielleicht her vom Zerfall des

Keimbläschens, von welchem hier ebenfalls nirgends eine Spur wahrzunehmen ist.

Der Eikörper wird durchzogen von Zellsträngen, die sich im Inneren verzweigen, auffasern und an die sich einzelne Zellen anschließen, die in Lage und Aussehen vollständig den oben erwähnten Dotterzellen entsprechen. Da eine Abstammung jener sich isolirenden Zellen von den intravitellinen Zellsträngen mit Sicherheit anzunehmen ist, wird dadurch auch der Ursprung der freien Dotterzellen überhaupt klargestellt. Ihre Zurückführung auf den Eikern wird dadurch verunmöglicht, dass, wie an Präparaten nachweisbar ist, der Eikern vollständig verschwindet zu einer Zeit, da im Dotter noch keinerlei zellige Elemente zu finden sind. Die letzteren können also nur von außen her eindringen, und wie das geschieht, sieht man deutlich an den geschilderten intravitellinen Zellsträngen sowohl in der Fig. 25, wie an vielen ähnlichen Präparaten.

Das untergehende Ei wird umgeben von einer zellreichen breiten Hülle, an welcher man — nicht überall deutlich, denn ein schiefer Schnitt muss die Grenze öfter verwischen — die Theca und das Epithel erkennt. Diesem Ei fehlt, wie schon angedeutet, die Zona. Es liegen darum Epithel und Dotter dicht neben einander. Oft sind einzelne Zellen der innersten Epithellage abgelöst und liegen frei im Dotter. Dadurch wird natürlich die Grenze zwischen Epithel und Eikörper unscharf und das um so mehr, als Dotterbestandtheile auch in die Epithelschicht eindringen.

Die Analogie der Epithelverhältnisse in den Figg. 22 und 25 ergibt sich leicht, wenn man in der ersteren Figur das Oolemm wegedenkt. Dann müssen Follikelepithel außen und Dotterepithel innerhalb des Eies, die so schon durch manche Verbindungen ihre Zusammengehörigkeit bekunden, sich direkt berühren. Es resultirt daraus ein Zellenstratum, dessen äußere Zellen als Follikelepithel, dessen innere als Dotterepithel aufzufassen sind. Dies Verhältnis haben wir vor uns in Fig. 25, wo also Follikelepithel und Dotterepithel dasselbe ist.

Von dieser gemeinschaftlichen Schicht aus erheben sich nun auf breiter Basis die den Dotter durchziehenden Zellstränge. Dieselben bestehen größtentheils aus langgezogenen Zellen mit gefasertem Protoplasma, wie sie auch in Fig. 22 besonders rechts zu sehen sind. Dazwischen liegen größere Zellen, die ihrem schaumigen Protoplasma nach zu urtheilen, im Leben mit Dottermaterial gefüllt waren, ähnlich wie in den Figg. 22—24. Gleiche Zellen finden

sich sowohl isolirt im Eikörper, wie auch in der umgebenden Epithelschicht.

Die Theca ist von ungefähr gleichem Bau wie in Fig. 22, bestehend aus lockeren Bindegewebslagen mit ziemlich zahlreichen Blutgefäßen, die hier an den rothgefärbten Blutkörperchen (*Bl*) deutlich zu erkennen sind.

Eben so wenig wie in den zuvor beschriebenen Präparaten ist hier eine aktive Vermehrung in irgend einer Zellschicht wahrzunehmen. Das Eindringen der Epithelzellen in den Eikörper ist also nur durch eine Wanderung dieser Elemente zu erklären, ein bei diesen Zellen allerdings ungewohnter Vorgang. Derselbe findet aber auch beim Neunauge, und, wie ich vorausschicken kann, bei höheren Wirbelthieren Analogien. Es liegen überdies speciell für das Eindringen von Granulosazellen in das Ei in größere und geringere Tiefe Berichte vor von PFLÜGER (24), LINDGREN (16), HIS (13, 14), H. VIRCHOW (35), RUGE (27), MINGAZZINI (19), HENNEGUY (12), MEYER (17). Leukocyten, die etwa in das Ei eingedrungen wären, habe ich auf dieser Stufe nicht konstatiren können, wobei ich allerdings zugeben muss, dass dieselben bei diesem Thier schwer erkennbar sind, und wenn sie wirklich ins Ei gelangt sind, durch Aufnahme von Dottersubstanz ähnliche Veränderungen eingehen müssen wie die Epithelzellen. Jedenfalls ist aber die Rolle, die sie im ganzen Process spielen, nicht groß, und die Möglichkeit, dass trotz meiner negativen Befunde doch da und dort eine Lymphzelle in das Ei kommen könnte, thut dem Nachweis vom Eindringen des Follikel-epithels keinen Eintrag.

Die Anordnung der Elemente des sekundären Dotters ist natürlich schöner zu sehen an Präparaten, wo derselbe, durch Osmium behandelt, in Gestalt von geschwärzten Kugeln und Körnern auftritt. Ein derartiges Objekt ist in Fig. 26 dargestellt. Der atretische Follikel selbst hat hier eine Größe von $368\ \mu$. Der ganze ehemalige Eikörper ist durchsetzt von schwarzen Dotterbestandtheilen. Dieselben liegen aber meist nicht mehr gleichmäßig vertheilt wie im vorherigen Präparat, sondern sind fast überall zu kleinen abgeschlossenen Gruppen vereinigt. Diese bestehen aus kleinen Körnchen und sind auch ohne deutliche Hüllen gut abgegrenzt. Sie enthalten je einen Kern, der aber wegen der Überfüllung mit geschwärzten Dotterresten nicht immer deutlich sichtbar wird, auch nicht immer in den Schnitt fällt. Diese körnigen Kugeln sind also Zellen, dieselben, die auch in der vorher beschriebenen Figur im Dotter liegen,

die Dotterzellen. Der Unterschied gegen früher besteht hier nur darin, dass der größte Theil dieser Elemente sich mit Dottermaterial vollgesogen und dadurch an Größe gewonnen hat. Auf diese Weise ist fast der gesammte Dotter aufgelöst worden; nur vereinzelt liegen noch zwischen den Zellen freie Kugeln sekundären Dotters (Fig. 26 *Vit*).

Wir sehen also hier genau dasselbe, was RUGE bei Amphibien beschrieben hat, nämlich Aufnahme des Dotters durch Zellen, die auch dort wohl größtentheils vom Follikelepithel stammen. Und gleichwie RUGE finde auch ich, dass die in den Zellen eingelagerten Dotterelemente meist kleiner sind und auch oft weniger intensiv geschwärzt als die frei gebliebenen; sie sind also von den Zellen zerlegt worden. Woher diese Zellen stammen, dürfte nach dem oben Gesagten zweifellos sein: es sind Abkömmlinge des Follikelepithels. Vom Eiprotoplasma ist nirgends mehr etwas wahrzunehmen.

An dieser Zerlegung des Dotters arbeitet nahezu das ganze Epithel des ehemaligen Follikels, das nur an wenigen Stellen noch seine frühere Anordnung bewahrt hat (z. B. bei *FE*). Auch in der Theca liegen wie in Fig. 22 Körner, die an ihrer Farbe deutlich als Zerfallsprodukte des Dotters zu erkennen sind. In den ziemlich weiten Thecagefäßen (*V*) liegen außer rothen Blutkörperchen auch einige Leukocyten (*Lkc*), beladen mit Dotterkörnern. Sie tragen also auch ihr Theil bei zur Wegschaffung des zu resorbirenden Materials; doch auch bei *Coregonus* spielen sie, wie BARFURTH sich ausdrückt, mehr die Rolle des Wegelagerers, der ihm entgegenkommende Stoffe an sich nimmt und fortträgt. In das Innere des Eies scheinen sie auch hier nicht einzudringen, wenigstens konnte ich sie dort nicht nachweisen. Eben so wenig habe ich Gefäße im Eikörper gefunden; doch scheint eine Durchwachsung des Dotterepithels mit Bindegewebe von Seiten der Theca bereits begonnen zu haben. Es lassen sich wenigstens, von dort ausgehend, an manchen Stellen Faserzüge mit einzelnen Kernen hinein verfolgen.

Ähnlich gebaut und ungefähr gleichen Alters ist der atretische Follikel, der in Fig. 27 abgebildet ist, nur ist durch Terpentin der osmirte Dotter größtentheils entfernt worden, so dass Manches klarer zu sehen ist. Er stammt aus dem gleichen Ovarium wie Fig. 26.

Die Stelle des Eies wird hier fast vollständig eingenommen von Zellen, die nach allem Gesagten Ausbreitungen des Follikelepithels sind. In der Fig. 27 ist das im rechten Abschnitt (*FE*) besonders deutlich zu erkennen. Die Dottertropfen sind, wie schon gesagt, größtentheils ausgelaugt, was im Protoplasma der Dottereptithelien

ein schaumiges bis blasiges Aussehen hinterlässt. Nur an wenigen Stellen (im Bilde rechts oben) sind noch in einigen Zellen vielleicht resistenterer Dotterreste liegen geblieben und beweisen, dass auch das Aussehen der anderen Dotterzellen auf das frühere Vorhandensein dieses Stoffes zurückzuführen ist. Der untere Theil des Follikels erscheint leer, wohl desshalb, weil dort noch freies Dottermaterial lag, das durch die Behandlung aufgelöst wurde. Das Eiprotoplasma muss schon im Leben dort gefehlt haben.

Solche leere Stellen größeren oder kleineren Umfanges finden sich häufig in atretischen Follikeln, besonders in größeren, die, dem Aussehen der Theca und des Epithels nach zu schließen, ungefähr auf gleicher Stufe der Degeneration stehen. Je größer ein Follikel war, um so größer pflegt auch später diese Höhle zu sein, und das Epithel, nicht im Stande dieselbe zu füllen, bildet nur einen mehr oder weniger breiten Randsaum um dieselbe. Dieser Fall liegt vor in Fig. 21 und verlangt demnach dieselbe Erklärung, wie sie eben für Fig. 27 gegeben wurde.

Das Thecagewebe der letzteren Figur schickt sich an, auch seinerseits von dem durch Wegfall des Dotters frei gewordenen Raum Besitz zu ergreifen. Besonders im oberen Theil der Fig. 27 dringt es in feinen Spitzen und wohl auch als breitere Zapfen in das Epithel vor. Geht dieser letztere Process weiter, während die Dotterzellen durch Weiterbeförderung ihres Inhalts an Volumen verlieren, so erhalten wir ein Durchdringen des Epithelgewebes mit Bindegewebszügen, ähnlich wie dies in Fig. 24 dargestellt ist, nur mit dem Unterschied, dass im eben besprochenen Fall die Zona fehlt.

* Dass auch Eier untergehen, die keinen sekundären Dotter ausgebildet haben, zeigt Fig. 28. Der betreffende Follikel, der noch ziemlich im Anfang der Degeneration steht, misst $256\ \mu$ größte Länge. Das Ei ist umschlossen von einer faltigen Haut, den Anfängen eines Oolemmas. Der Abschluss des Eies durch sie ist aber allem Anschein nach eben so wenig dicht wie bei *Petromyzon*; denn zwischen Eihaut und Follikelepithel liegt im unteren Theil der Figur eine Masse, die in ihrem Aussehen mit dem Einhalt derart übereinstimmt, dass sie für ausgetretenes Protoplasma angesehen werden muss. Gerade an dieser Stelle ist auch im Ei selbst eine Verminderung des Protoplasmas eingetreten; es hat hier eine Auflösung desselben begonnen, deren Produkte aus dem Ei diffundiren.

Die Zellen des Follikelepithels sind bei unveränderten Follikeln dieser Größe ganz flach, so dass sie nur bei einiger Aufmerksamkeit

entdeckt werden (His und Andere glaubten seiner Zeit sogar, dass sie auf dieser Altersstufe fehlen). Hier aber in Fig. 28 sind diese Zellen kubisch mit rundlichem Kern und deutlichem Zelleib, wie sonst nur bei reifen Eiern. Ein Gleiches beschreibt auch BARFURTH von atretischen Forelleneiern. Zur Erklärung hierfür giebt es drei Möglichkeiten. Es kann das Ei im Beginn der Atresie aufgehört haben zu wachsen, während das Epithel sich fortentwickelte; dieser Grund mag für das Höherwerden des Epithels beim ausreifenden Follikel vorliegen, hier hat er aus Gründen, die bei Atresie höherer Wirbelthiere sich ergeben werden, wenig Wahrscheinlichkeit. Andererseits kann durch Zusammenziehung des Follikels das Epithel in höhere Formen gedrängt worden sein; eine Schrumpfung des Follikels liegt nach seiner Form zu schließen zweifellos vor, also steht dieser Annahme nichts im Wege. Endlich kann eine Aufnahme von aus dem Ei ausgetretenen Stoffen eine Ausdehnung der Epithelzellen veranlasst haben; erinnern wir uns, wie intensiv sich bei größeren atretischen Follikeln die Epithelzellen mit der Aufnahme solcher Substanzen beschäftigen, so ist auch hier dasselbe anzunehmen. Die Dickenzunahme des Epithels schreitet später noch mit dem Verschwinden des Eies fort, so dass dessen Zellen in mehrfacher Schicht liegen.

Die Resorption des Eies, dessen Bestandtheile der Wegschaffung keine großen Schwierigkeiten bereiten, erfolgt hier so rasch, dass trotz der Kleinheit des Körpers die Zellen des Follikelepithels nicht Zeit finden, das Ei ganz zu durchwachsen, bevor sein letzter Rest verschwunden ist. So kommt es, dass man gerade wieder bei kleinen atretischen Follikeln auf einem gewissen Stadium eine Resorptionshöhle findet wie bei den großen (Fig. 27 und 21), nur dass dann auch nach Osmiumbehandlung keine Füllung derselben mit Dotter nachgewiesen werden kann.

Wird das Protoplasma mit solcher Promptheit bei den kleinen Eiern resorbirt, so ist die gleiche Annahme auch bei großen Eiern gestattet. Hier bilden nun aber die Dottersubstanzen den an Masse größeren Bestandtheil des Eies und zugleich den schwerer beweglichen. Die Epithelzellen finden also vollauf Zeit, den Eikörper zu durchwachsen, und hierfür schafft ihnen der Wegfall des Eiprotoplasmas Raum und Gelegenheit und vielleicht gar den Antrieb dazu. Darin liegt meiner Ansicht nach eine plausible Erklärung für den eigenthümlichen Wandertrieb, der die Epithelzellen in alle Theile des Eies vordringen lässt.

Von der Theca folliculi in Fig. 28 ist nichts Besonderes zu berichten; dass sie dicker ist als normal, kann in Anbetracht der Epithelverdickung und bei Vergleichung mit anderen Formen der Atresie nicht verwundern.

Die Fortsetzung des in Fig. 28 im Beginn stehenden Processes des Unterganges von Eiern ohne sekundären Dotter mit wenig widerstandsfähigem Oolemm nähert sich mehr und mehr Formen, wie sie bei Atresie größerer Follikel erhalten werden.

Diese eben beschriebene Form der Eidegeneration ist es offenbar, welche BARFURTH als die schleimige bezeichnet, während die vorher geschilderten Arten (Fig. 21—27) seiner fettigen Form entsprechen. Übrigens tritt die letztere Form auch etwa bei noch kleineren Follikeln auf als der in Fig. 28 abgebildete ist, indessen dann stets gemischt mit der anderen Art.

Die Endphasen des ganzen Vorganges sind in den beiden letzten Figuren der Taf. VII veranschaulicht.

Geht von Fig. 24 aus die Auflösung des Eihautrestes weiter, so wird bald nichts mehr davon übrig sein, und dann unterscheidet sich ein solcher Körper in nichts mehr von einem, der aus einem dotterhaltigen Ei mit schwacher Zona entstanden ist. Von einer dieser beiden Follikelformen muss Fig. 29 abgeleitet werden. Dieser Körper, in der Lamina ovarii superficialis liegend, besteht aus zwei Bindegewebslagen, von welchen ausgehend einzelne Züge den eingeschlossenen Raum durchsetzen. Darin liegen einige größere rundliche Zellen, offenbar vom Dotterepithel zurückgeblieben. In beiden Gewebsarten liegen noch einzelne Dotterkörner (*Vit*); der Follikel beherbergte demnach im normalen Zustande ein Ei mit sekundärem Dotter, also ein relativ großes.

Ein letztes Stadium eines der Atresie verfallenen Follikels sieht man in Fig. 30. Das ist ein kleines Körperchen ohne Höhle, das anscheinend nur aus Bindegewebe besteht. Es gleicht in hohem Maße dem im vorhergehenden Kapitel besprochenen Endstadium des Corpus luteum vom Neunauge (vgl. Taf. VI Fig. 7). Sein Schicksal wird dasselbe sein wie dort, nämlich die vollständige Einverleibung in die Lamina ovarii superficialis, und damit hat die Atresie ihr Ende gefunden.

War die Eihaut im Verhältnis zu den Follikelhüllen besonders stark, wie dies bei ausgewachsenen Eiern, also etwa auf Fig. 21 der Fall ist, so erhalten sich Reste davon bis in dies letzte Stadium hinein, so dass dann die Ovarialplatte kleine Verdickungen zeigt,

ganz ähnlich den Corpora fibrosa menschlicher Ovarien. Die hyaline Masse dieser wird dann vertreten durch den Oolemmarest.

Ich habe mich bisher hauptsächlich mit der Thätigkeit der Follikelhüllen an der Atresie beschäftigt. Es sei nun noch in wenigen Worten des Eikernes gedacht. Derselbe ist nur ganz im Beginn der Eidegeneration noch zu finden und fehlt in all den abgebildeten Präparaten, auch in dem am wenigsten weit fortgeschrittenen Stadium von Fig. 28.

Ist in einem Ei, das als atretisch zu erkennen ist, ein Kern vorhanden, so zeigt er je nach dessen Größe verschiedenen Charakter. Bei kleineren Eiern, etwa von 0,1 mm Durchmesser und darunter, ballt sich das Chromatin zu groben Klumpen zusammen und zerfällt wie der ganze Kern in Trümmer, die später wohl sammt dem Ei-protoplasma resorbirt werden. In größeren Eiern ist die Kernveränderung ähnlich, wie ich sie bei *Petromyzon* beschrieben habe. Der Kern nimmt zu an Größe, seine zuvor rundliche Form wird länglich, unregelmäßig, seine Membran dünner, ausgezackt. Der Inhalt färbt sich homogen, das zarte Gerüst macht einer gleichmäßigen körnigen Trübung Platz; die größeren Chromatinkörner, die sich am längsten erhalten, blassen ab und verquellen. Der ganze Process macht den Eindruck einer Verflüssigung wie bei *Petromyzon* und endigt mit dem Verschwinden aller fester Kernbestandtheile.

Diese verschiedenen Degenerationsformen des Eikernes mögen zusammenhängen mit dem verschiedenen Bau der normalen Kerne. Diejenigen der kleinen Eier enthalten relativ mehr und gröbere Chromatinkörner im ganzen Kerngerüst gleichmäßig vertheilt. In größeren Kernen liegt die größte Zahl der Chromatinkügelchen an der starken Kernmembran und das blasse feinfädige Innere des Kernes enthält nur wenige zarte Chromatinstränge.

Schließlich sei noch in Kurzem eine Beschreibung gegeben von dem Präparat von *Myxine*, das ich in Fig. 20 beigelegt habe. Einen sicheren Aufschluss über seine Entstehung kann ich nicht bringen, da mir dafür Entwicklungsstadien fehlen. Doch ergibt der Vergleich mit Fig. 24, dass es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um einen atretischen Follikel handelt. Wenn dabei der Zonarest fehlt, so sei daran erinnert, dass *Myxine*, wenn überhaupt, nur ein relativ schwaches Oolemm ausbildet. Im Übrigen besteht er aus Maschen von faserigem Bindegewebe, zwischen welchem größere rundliche, epithel-

ähnliche Zellen liegen mit relativ blassem Kern und schaumigem Protoplasma.

Makroskopisch saß dieser Körper, von dem hier ein Theil eines quer zur Längsachse gelegten Schnittes abgebildet ist, seitlich an der Ovarialplatte auf kurzem, breitem Stiel. Er war am Alkoholpräparat von gelblicher Farbe, etwas gerunzelter Oberfläche (wie dies auch in Fig. 20 zu erkennen ist) und maß in der Längsrichtung des Thierkörpers 5 mm, quer dazu 2 mm.

Wenn ich nun noch versuchen soll, Zeitangaben über den Verlauf der Follikelatresie bei *Coregonus* zu machen, so habe ich hier noch weniger Anhaltspunkte als bei *Petromyzon*. Ich glaube auch, dass sich hierüber gar keine absoluten Daten geben lassen; denn nach den Beobachtungen von BARFURTH hängt die Dauer der Rückbildung der nicht abgelaichten Forelleneier von sehr verschiedenen Faktoren ab. In erster Linie wird sie beeinflusst durch die Zahl und Größe der zu resorbirenden Eier, dann wohl auch durch den Ernährungszustand und andere Lebensverhältnisse des Thieres.

Bei meinen in Freiheit lebenden Felchen waren die Bedingungen, welche bei BARFURTH's Mastforellen den Untergang einer ganzen Eigeneration des betreffenden Jahres veranlassten, nicht vorhanden, ich fand also nicht jene pathologisch zu nennende Überzahl atretischer Follikel. Zudem waren meine Fische zwar von guter Ernährung, nicht aber in einem Überfütterungszustand wie die Mastforellen. Demnach ist anzunehmen, dass bei meinem Objekt der Untergang auch der großen Eier mit starkem Oolemm sich relativ rasch vollzog. Das wird bewiesen am Präparat durch sehr zahlreiche Abstufungen der Degeneration größter Eier in einem Ovarium; denn Fig. 21, 23 und 24 stammen vom gleichen Thier und eben dort fanden sich noch weitergehende Formen von Atresie. Das kann nur der Fall sein, wenn diese Stadien alle aus der Reifeperiode eines Jahres stammen, und auch dann ist ein Nebeneinandervorkommen so verschiedener Grade nur möglich bei relativ raschem Verlauf des Processes, der über einige Monate nicht hinausgeht.

Dass die Atresie von kleineren Eiern, die nicht mit so widerstandsfähiger Eihaut umgeben sind (Fig. 25—27) oder gar von solchen, in welchen sekundärer Dotter noch nicht ausgebildet ist (Fig. 28), in kürzerer Zeit beendet ist, braucht kaum gesagt zu werden.

Um für eventuelle spätere Untersuchungen einen Anhaltspunkt zu geben, sei hier auch des Vorkommens von atretischen und geplatzen Follikeln im selben Ovarium Erwähnung gethan.

Es liegen die Eier mit der zweiten Form der beschriebenen Kerndegeneration in einem Ovarium, das Corpora lutea enthält von einem Stadium, das zwischen denjenigen der Figg. 12 und 13 liegt. Dasselbst stammt auch Fig. 30 her.

Die chromatolytischen Kerne der kleineren Eier finden sich u. A. neben frisch geplatzen Follikeln, die etwas älter sind als der in Fig. 11 dargestellte.

Dem gleichen Ovarium gehören auch die Figg. 26 und 27 an.

Die Originale zu Fig. 21, 23 und 24 sind einem Eierstock entnommen, der das Corpus luteum Fig. 13 zeigt.

Fig. 22 liegt neben Fig. 10.

Fig. 26 und 28 finden sich in Gesellschaft von geplatzen Follikeln, wovon einer in Fig. 11 abgebildet ist.

Fig. 29 gehört mit den Figg. 12 und 14 zu einem Eierstock.

Zusammenfassung.

Die Rückbildung des ungeplatzen Follikels bei *Petromyzon* und *Coregonus* — und dasselbe gilt wohl für andere Formen der gleichen Ordnungen eben so — ist wesentlich complicirter als die Rückbildung der leeren Follikelhüllen der gleichen Thiere. Besteht im letzteren Fall lediglich die Tendenz zur Rückkehr zum gewöhnlichen Bau der Ovarialplatte, so muss bei der Atresie, ehe die gleiche Tendenz sich geltend machen kann, erst das verhältnismäßig sehr große Material des im Follikel untergegangenen Eies entfernt werden. Unterliegen nach der normalen Ausstoßung des Eies die Follikelhüllen nur einer einfachen Atrophie, so haben sie bei der Atresie zuvor noch eine wichtige aktive Thätigkeit zu erfüllen bei der Resorption des Eies und den nöthigen Vorbereitungen hierfür. Ein Theil dieser Vorbereitungen vollzieht sich, ohne fremde Zellen zu beanspruchen, auf chemischem und physikalischem Wege im abgestorbenen Eikörper selbst, vielleicht noch als dessen letzte vitale Funktionen. Hierher gehören der Zerfall und die Auflösung des Kernes, die Lösung einzelner speciell protoplasmatischer Bestandtheile des Eikörpers und die Diffusion dieser gelösten Stoffe zum Theil unter Mitnahme von corpusculären Dotterelementen durch die Eihaut nach außen. Mit der Aufnahme und weiteren Verarbeitung

dieser Stoffe beginnt die Thätigkeit der Follikelhüllen, zuerst des zunächst liegenden Epithels, dann auch der Thecazellen und der Gefäße. Die Betheiligung der Follikelwandung geht aber weiter, und auch hier steht wieder das Epithel in der vordersten Linie. Seine Zellen dringen je nach Bedarf in kleineren (Petrymyzon) oder größeren (Coregonus) Massen in das Ei und machen daselbst das Dottermaterial durch Aufnahme und Zerkleinerung zur Wegschaffung geeignet; vom Epithel übernehmen die Theca und die Gefäße mit ihren Leukocyten das so präparirte Material zum weiteren Transport. In dem Maße, als die Resorption des Eies fortschreitet, sind immer größere Bezirke der Follikelhüllen entbehrlich geworden und verfallen nun ihrerseits der Atrophie. Damit ist natürlich eine fortschreitende Verkleinerung des Ganzen verbunden. Ist der letzte Eirest verschwunden, so haben auch die Follikelhüllen ihre Bedeutung verloren. Das Epithel geht mit den letzten Dotterspuren unter und die Theca wird wieder zum Stroma ovarii, aus dem sie entstanden ist. Nur von ganz großen Eiern vermag ein Überbleibsel des sehr widerstandsfähigen Oolemmas das Epithel zu überdauern und erhält sich in der zum Ovarialbindegewebe zurückgekehrten Theca noch längere Zeit.

Das Ende der Rückbildung ist also beim geplatzten und ungeplatzten Follikel das gleiche: Untergang seines gesammten specifischen Epithels und Aufgehen seines Bindegewebes in der Lamina ovarii superficialis.

Zürich, Mai 1902.

Litteraturverzeichnis.

- 1) v. BAER, K. E., Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. und II. Theil. Königsberg 1828. und 1837.
- 2) ——— Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische, nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.
- 3) BARFURTH, D., Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXVII. 1886.
- 4) BROCK, B., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch. Bd. IV. 1879.
- 5) v. BRUNN, A., Die Rückbildung nicht ausgestoßener Eierstockseier bei den Vögeln. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festg. für HENLE. Bonn 1882.
- 6) BÜHLER, A., Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Verhandl. der phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXXI. N. F. 1898.
- 7) ——— Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea. Verhandlungen der anat. Gesellschaft. 14. Versammlung. Pavia 1900.

- 8) FLEMMING, W., Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang GRAAF'scher Follikel. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abtheilung. 1885.
- 9) DE GRAAF, R., Opera omnia. Leyden 1677.
- 10) GIACOMINI, E., Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci con speciale riguardo sopra ad alcune particolarità di struttura riscontrata nell' ovario di Myliobates bovina. Ricerch. laborat. anat. norm. Un. Roma. Vol. 5. 1896.
- 11) — Sui corpi lutei veri degli Anfibi con una breve appendice sui corpi lutei veri degli uccelli »Gallus domesticus«. Monit. zool. ital. A. 7. 1896.
- 12) HENNEGUY, Recherches sur l'atrésie des follicules de GRAAF chez les Mammifères et quelques autres vertébrés. Journ. de l'anat. et de la phys. A. 30. 1894.
- 13) HIS, W., Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873.
- 14) — Notizen über das Ei und über die Entwicklung der Salmoniden. Internat. Fischerei-Ausst. Berlin. Abth. Schweiz. 1880.
- 15) v. KÖLLIKER, A., Über Corpora lutea atretica bei Säugethiern. Verhandl. der anat. Ges. 11. Versammlung. Berlin 1898.
- 16) LINDGREN, H., Über das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abtheilung. 1877.
- 17) MEYER, JOH. AUG., Über Zerfallsvorgänge an Ovarialeiern von Lacerta agilis. Anat. Hefte. Bd. XI. 1901.
- 18) MIESCHER-RÜSCH, Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Lachses. Internat. Fischerei-Ausst. Berlin. Abth. Schweiz. 1880.
- 19) MINGAZZINI, PIO, Corpi lutei veri e falsi dei Rettili. Ricerch. lab. anat. norm. Univ. Roma. Vol. 3. 1893.
- 20) NAGEL, W., Über neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VIII. 1899.
- 21) OWSIANNIKOW, PH., Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mém. Acad. sciences Pétersbourg. T. 33. 1885.
- 22) PALADINO, G., Della caducità del parenchimo ovarico e del suo rinnovamento mercé ripetizione del processo di primordiale produzione. Giorn. internaz. sc. med. Napoli 1881.
- 23) — Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchimo ovarico nei mammiferi. Anat. Anzeiger. Bd. II. 1887.
- 24) PFLÜGER, W., Über die Eierstücke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.
- 25) RABL, HANS, Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugethiere. Anat. Hefte. Bd. IX. 1898.
- 26) RATHKE, Über den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Neueste Schriften der math. Gesellsch. Danzig 1820—1824.
- 27) RUGE, G., Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
- 28) SCHOTTLAENDER, S., Über den GRAAF'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Menschen und Säugethiern. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLI. 1893.
- 29) SCHULTZE, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLV. 1887.

- 30) SOBOTTA, J., Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugethiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VIII. 1898.
 31) STRAHL, H., Die Rückbildung reifer Eierstockseier im Ovarium von *Lacerta agilis*. Verhandl. der anat. Gesellsch. 6. Versammlung. Wien 1892.
 32) SWAMMERDAM, J., Bibel der Natur (deutsche Ausgabe). Leipzig 1752.
 33) VAN DER STRICHT, O., La ponte ovarique et l'histogénèse du corps jaune. Bull. Acad. méd. Belgique. 1901.
 34) ——— Demonstration (Corpora lutea von Fledermäusen). Verhandl. der anat. Gesellsch. 15. Versammlung. Bonn 1901.
 35) VIRCHOW, H., Durchtreten von Granulosazellen durch die Zona pellucida des Säugethiereies. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIV. 1895.
 36) WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI und VII.

Die Zeichnungen der Tafeln sind mit ZEISS'schen Apochromatsystemen und ABBÉ'schem Zeichenapparat Nr. 44a entworfen. Zur Erleichterung der Reproduktion sind die verschiedenen Nuancen von Roth und Blau durch je eine Farbe wiedergegeben.

Von technischen Bemerkungen bedeutet:

- Fo* Fixirung durch Formalin, 40/0.
Fl Fixirung durch FLEMMING'sche Chromosmiumessigsäure,
H Färbung mit Hämatoxylin nach HANSEN,
E.H Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN,
C.R Färbung mit Kongoroth,
Sf Färbung mit Safranin.

In allen Figuren sind folgende Abkürzungen gleichmäßig gebraucht:

- | | |
|---|---------------------------------|
| <i>Bl</i> rothe Blutkörperchen, | <i>Mbr.pr</i> Membrana propria, |
| <i>Cöl</i> Cölomhöhle, | <i>O.E</i> Ovarialepithel, |
| <i>DE</i> Dotterepithel, | <i>Ool</i> Oolemma, |
| <i>Detr</i> Detritusmasse, | <i>Sily</i> Sinus lymphaticus, |
| <i>DZ</i> freie Dotterzellen, | <i>The</i> Theca externa, |
| <i>FE</i> Follikelepithel, | <i>Th.i</i> Theca interna, |
| <i>Lke</i> Leukocyt, | <i>V</i> Gefäß, |
| <i>L.O.s</i> Lamina ovarii superficialis, | <i>Vit</i> Dotter. |

Tafel VI.

Rückbildung des geplatzen Follikels.

A. *Cyclostomi*. Fig. 1—7.

- Fig. 1. Follikelhüllen und Eihaut eines ausgewachsenen Eies von *Petromyzon Planeri*. *Fo*; *Sf* = Hämatoxylin nach MALLORY. Obj. 4 mm. Oc. XII. 950:1.
 Fig. 2. Follikelhüllen eines großen Eies von *Myxine glutinosa*. Alkoh. abs. *H* = *Sf*. Obj. 4 mm. Oc. IV. 315:1.
 Fig. 3. Geplatzter Follikel von *Petromyzon Planeri*; frühes Stadium mit erhaltenem, zusammengedrängtem Epithel. *Fo*; *EH* = *Sf*. Obj. 16 mm. Oc. XII. 244:1.
 Fig. 4. Dasselbe; Epithel in starker Degeneration begriffen. *Fo*; *H* = *Sf*; gleiche Vergrößerung.
 Fig. 5. Dasselbe; mittleres Stadium: Epithel total degenerirt. *Fo*; *H* = *CR*; gleiche Vergr.

- Fig. 6. Dasselbe; spätes Stadium: Höhle fast obliterirt. Fo ; $H = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 7. Dasselbe; Endstadium. Fo ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.

B. *Teleostei: Coregonus (Hüglings I)*. Fig. 8—14.

- Fig. 8. Follikelhüllen und Eihaut eines ausgewachsenen Eies. $Fo = Fl$; $EH = CR$. Obj. 4 mm. Oc. IV. 315:1.
 Fig. 9. Follikelhüllen, isolirt durch Entfernung des Eies nach der Fixation. Fo ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 10. Frisch geplatzter Follikel. $Fo = Fl$; $EH = Sf$. Obj. 16 mm. Oc. IV. 80:1.
 Fig. 11. Theil eines frisch geplatzten, wenig älteren Follikels. Fo ; $EH =$ VAN GIESON. Obj. 16 mm. Oc. XII. 244:1.
 Fig. 12. Rückbildung des geplatzten Follikels; mittleres Stadium. Fo ; $EH = CR$; gleiche Vergr.
 Fig. 13. Dasselbe; starke Epitheldegeneration. Fo ; $H = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 14. Dasselbe; spätes Stadium: Epithel fast verschwunden (etwas schief geschnitten). Fo ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.

Tafel VII.

Rückbildung des ungeplatzten Follikels.

Cyclostomi. Fig. 15—20.

- Fig. 15. Theil eines ausgewachsenen Eies mit Follikel von *Petromyzon Planeri*; eindringende Follikelepithelzellen. Fo ; $Sf =$ Hämatoxylin nach MALLORY. Obj. 4 mm. Oc. XII. 950:1.
 Fig. 16. Zelle im Inneren eines atretischen Eies von *Petromyzon*; gleiche Größe, gleiches Stadium der Atresie. Fl ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 17—18. Atretische Follikel von *Petromyzon* in verschiedenen, mittleren Stadien. Fl ; $EH = Sf$. Obj. 16 mm. Oc. XII. 244:1.
 Fig. 19. Spätes Stadium der Follikelatresie und kleines »Corpus luteum« von *Petromyzon*. Fo ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 20. Fortgeschrittenes Stadium der Follikelatresie von *Myxine glutinosa*. Alk. abs. $H = Sf$. Obj. 16 mm. Oc. VIII. 180:1.

Teleostei: Coregonus (Hüglings I). Fig. 21—30.

- Fig. 21. Atretischer Rest eines ausgewachsenen Eies. Fo ; $H = Sf$. Obj. 16 mm. Oc. VIII. 180:1.
 Fig. 22. Atresie eines großen Eies mit starkem Oolemma und viel sekundärem Dotter. $Fo = Fl$; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 23. Dasselbe, weiter fortgeschrittenes Stadium. Fl ; $H = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 24. Dasselbe; späteres Stadium. Fl ; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 25. Atresie eines mittelgroßen Eies mit sekundärem Dotter ohne starkes Oolemma; ähnliches Stadium wie Fig. 22. Fo ; $H = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 26. Dasselbe; weiteres Stadium. $Fo = Fl$; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 27. Dasselbe; ähnliches Stadium wie Fig. 26. Der osmirte Dotter ist durch Terpentin entfernt. $Fo = Fl$; $EH = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 28. Atresie eines kleineren Eies, ohne sekundären Dotter mit schwachem Oolemma, frühes Stadium. Fo ; $H = Sf$; gleiche Vergr.
 Fig. 29. Atresie eines mittelgroßen dotterhaltigen Eies; spätes Stadium. $Fo = Fl$; $EH = CR$; gleiche Vergr.
 Fig. 30. Endstadium der Follikelatresie. Fo ; H ; gleiche Vergr.

Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier.

Von

L. Tobler

aus Zürich.

(Aus dem anatomischen Institute der Universität Zürich.)

Mit 27 Figuren im Text.

In der 15. und 16. Nummer der Österreichischen medicinischen Wochenschrift vom Jahre 1846 handelt LANGER über den *M. latissimus dorsi* und sein Verhältniß zur Achselbinde (34).

Nach seiner Darstellung stammt die *Fascia axillaris* von der *Fascia coraco-clavicularis*. Sie liegt an der Thoraxwand unter dem *M. pectoralis major*, umkleidet mit zwei Blättern den *M. pectoralis minor*, schlägt sich über die Achselgrube zur inneren Seite des *M. latissimus dorsi* und befestigt sich am äußeren Rande der *Scapula*. An der äußeren Wand der Achselgrube spaltet sie sich in zwei Schenkel, welche in die *Fascia brachialis* übergehen; der eine Schenkel geht vor, der andere hinter dem Gefäß- und Nervenbündel vorbei. Beide können als Schenkel eines fibrösen, halbmondförmigen Bogens betrachtet werden, dessen Konkavität gegen den Arm gerichtet ist. Dieses Gebilde nennt LANGER den »Achselbogen«. Er erwähnt als häufiges Vorkommnis, dass ein Theil der Rippenportion des *M. latissimus dorsi* nicht in die Hauptsehne dieses Muskels übergehe, sondern an diesem Sehnenbogen oder von ihm entfernt an der Fascie der *Axilla* Anheftung finde.

LANGER waren aber auch Zustände bekannt, wo Muskelzüge in mehr selbständigem Verlauf die *Axilla* kreuzten und eine fleischige Verbindungsbrücke zwischen dem Rande des *M. latissimus dorsi* und der Unterfläche des großen Pectoralmuskels bildeten.

Solche abnorme Muskelfasern hatte schon 1795, wohl als Erster, RAMSAY (46) beobachtet, der darüber im *Edinbourg. med. Journ.* vom Jahre 1812 referirt. Es folgten darauf Mittheilungen von ROSEN-MÜLLER (47) und KELCH (29), und auch in MECKEL's (39) *Handbuch der Anatomie* von Jahre 1816 ist solcher Befunde Erwähnung gethan: »Nicht ganz selten geht vom oberen Theile des breiten Rückenmuskels vor dem Haken-Arm-Muskel ein fleischiges oder sehniges Bündel zur hinteren Fläche des großen Brustmuskels, an welche es sich heftet, eine eigenthümliche Anordnung, durch welche die Gefäße und Nerven leicht zusammengedrückt werden. Ein ähnlicher Fortsatz geht bisweilen aber seltener zum Hakenfortsatz des Schulterblattes.«

Später, nach LANGER, haben bis in die neueste Zeit eine große Zahl von Autoren sich mit diesem abnormen Muskel der Axilla beschäftigt und ein großes Material von Befunden zusammengetragen, aus denen sich eine Form durch die vorwiegende Häufigkeit ihres Auftretens als Typus der besprochenen Varietät eingeführt hat, während zahlreiche andere sich als Varianten dieses häufigsten Befundes darstellen. Dabei ist der von LANGER für eine Fascienbildung eingeführte Name »Achselbogen« besonders von englischen und französischen Autoren durchweg auf den mit jener nur in lockerem Zusammenhang stehenden Muskel übertragen worden und hat sich für diesen letzteren so sehr eingebürgert, dass auch hier unter »Achselbogen« kurzweg der zu besprechende abnorme Muskel verstanden werden soll.

Den Achselbogen beschreibt LE DOUBLE in seinem Werk über die Variationen des menschlichen Muskelsystems (35) folgendermaßen:

»Im Zustande vollständiger Ausbildung hat der Achselbogen die Form eines Dreiecks, dessen nach hinten gerichtete Basis sich von der Endsehne des *Musculus latissimus dorsi* oder vom fleischigen Bauche dieses Muskels, nahe seinem vorderen, äußeren Rande löst. Die Spitze des Muskeldreiecks ist nach vorn gekehrt und an der Hinterfläche der Sehne des *M. pectoralis major* befestigt an der Stelle, wo diese Sehne die *Crista tuberculi majoris* erreicht.«

»Der Muskel liegt unter der Fascie der Achselhöhle und bedeckt folglich die Gefäße und Nerven der Axilla, die beiden Portionen des *M. biceps* und den *M. coraco-brachialis*.«

»Er ist von sehr wechselnder Breite und besitzt eine eigene Fascie, die mehr oder weniger eng mit der Fascie der Achselhöhle und des Armes zusammenhängt.«

Sehr häufig ist der Achselbogen durch eine deutliche Zwischensehne vom Latissimus dorsi abgesetzt. LUSCHKA (36) behauptet, dies sei ausnahmslos der Fall, wenn er von der fleischigen Portion des Muskels ausgehe. Aber TESTUT (51), LE DOUBLE (35) und manche Andere sahen Muskelbündel direkt vom Latissimus dorsi in den Achselbogen übergehen.

Diese kurze Beschreibung des Wesentlichen genüge zur vorläufigen Orientirung; alle weiteren Variationen und verwandten Befunde sollen weiter unten besprochen werden.

Die ersten Beschreiber des Achselbogens sind der Frage nach Wesen und Bedeutung desselben nicht näher getreten. Sie beschreiben ihn meist als abnormes Latissimus-Bündel. Deutlich spricht sich in diesem Sinne HYRTL (26) aus: alle Varietäten der anormalen Achselverhältnisse des M. latissimus, sowie die über die Achselgefäße wegziehende muskulöse Brücke beruhen nur auf einem verschiedenen Verhalten der Costalbündel des Latissimus dorsi zum sehnigen Achselbogen LANGER's, an den sich normaliter ein Theil der Costalursprünge dieses Muskels anhefte. Eine ähnliche Darstellung findet sich auch in HENLE's Muskellehre (24).

Aber in seiner Dissertation vom Jahre 1862 verzichtet ELSÄSSER (18) bereits auf die von HYRTL angegebene Interpretation. Von LANGER's Sehnenbogen der Achselfascie will er nichts wissen und verdächtigt ihn als präparatorisches Kunstgebilde. Weiter liest man: »Es ist richtig, dass das Loslösen eines Muskelbündels von der Rippenportion des Latissimus den ersten Anfang zu dem anomalen Muskel darstellt; allein weder eine genaue Untersuchung der normal bestehenden Verhältnisse, noch die Vergleichung mit den von angeführten Autoren als Variationen jener bezeichneten, abnormen Muskelbildungen haben uns zur Ansicht bewegen können, dass ein Theil der Costalfasern des Latissimus im Dienste der Achselfascie stehe, und dass eine Abänderung in diesem Verhalten zu jenen abnormen Muskelbildungen führe«. . . . »Es lässt sich eben über die Bedeutung dieser Muskelbrücke streiten. Während sie in dem einen Fall, wo sie schwach entwickelt ist, allerdings nur das Ansehen eines aberirenden Muskelbündels des Latissimus hat, dürften andere Präparate, wo sie breit mit einer Inscriptio tendinea vom Latissimus entsteht und einen mehr oder weniger starken Muskel darstellt, dazu verleiten, ihr einen selbständigeren Charakter zu vindiciren.«

Im Journal of Anatomy and Physiology vom Jahre 1867 finde ich den ersten ernstlichen Versuch zu einer Erklärung des Muskels

auf vergleichend anatomischer Basis: TURNER (53) erwähnt in einer Abhandlung über den M. sternalis den Achselbogen zusammen mit dem Sternalis und anderen »als wahrscheinliche Rudimente des Panniculus carnosus anderer Säugethiere«. Doch scheint diese Ansicht die gebührende Berücksichtigung vorläufig nicht gefunden zu haben. Denn nach TURNER erklären WOOD (55) und PERRIN (44) den Achselbogen als unvollständig entwickelten M. dorso-epitrochlearis (welch letzteren allerdings PERRIN als wahrscheinlichen Repräsentanten des Panniculus carnosus anführt), und FRITSCH (20) spricht sich über die Deutung seines sehr instruktiven Befundes nicht weiter aus. Nur erhält auch er den Eindruck, »als ob nicht abgetrennte sondern selbständige Fascikel in der Axilla vorlagen«.

Neue Gesichtspunkte bringt G. M. HUMPHRY in den von 1872 datirten *Observations in Myology*. Nach ihm ist der Achselbogen (»Connecting axillary bands«) das Resultat einer unvollständigen Trennung des M. pectoralis vom Latissimus dorsi, oder der ventralen von der dorsalen Portion der »oberflächlichen brachio-cephalen Muskelschicht«, die bei den Lepidosiren ein einheitliches Stratum bilde. Speciell sagt HUMPHRY, seien solche Muskelzüge gewöhnlich gebildet durch Hinübergreifen des Latissimus oder Theilen desselben durch den Zwischenraum der Axilla zum Pectoralis und der Pectoralis-Leiste des Humerus.

Auch HUMPHRY's Darstellung blieb nicht unangefochten. WILSON (54) wendet sich gegen ihn sowohl wie gegen PERRIN und nimmt, wie vor ihm schon PATERSON (43), TURNER's Idee wieder auf: der Achselbogen stehe in enger Verwandtschaft zum Panniculus carnosus der Thiere.

Alle diese verschiedenen Anschauungen unterzieht im *Journal of Anat. and Phys.* vom Jahre 1889 BIRMINGHAM (6) einer eingehenden kritischen Würdigung. Nach ausführlicher Diskussion jeder einzelnen kommt er dazu, sich vollständig auf den von TURNER angedeuteten Standpunkt zu stellen, den er klar aus einander setzt und mit vergleichend anatomischen Thatsachen belegt. Er unterzieht auch die Innervationsverhältnisse des Achselbogens und der Hautmuskulatur einer ausführlichen vergleichenden Besprechung.

Ähnlich wie BIRMINGHAM und mit demselben Resultate diskutiert LE DOUBLE (35) die Ansichten der Autoren; G. RUGE (49) ist bestrebt, in seiner Abhandlung über die Hautmuskulatur der Monotremen den Beweis zu liefern, »dass die als Achselbogen bekannten und äußerst variablen Bildungen des Menschen größtentheils Reste der mächtigen

subkutanen Rumpfmuskulatur von Monotremen etc. vorstellen«, und PARSON (42) bestätigt als Letzter, »dass gegen die Ansicht, dass der Achselbogen oder Muskelbündel, die so oft durch die Axilla ziehend, den Latissimus dorsi mit dem Pectoralis major verbindend gefunden werden, Überbleibsel des Dorso-humeralis sind, der ja von der Oberfläche des Latissimus hinüberzieht zur tiefen Fläche des Pectoralis«, nicht viel einzuwenden sei.

Nichtsdestoweniger ist das Resultat von BIRMINGHAM's Darlegungen noch immer nicht allseitig acceptirt und mithin die Diskussion über das Wesen des Achselbogens keineswegs abgeschlossen.

Zwar überzeugte sich auch PRINCETEAU (45a), der über eine stattliche Anzahl von genau beobachteten Achselbogenbefunden verfügt, »durch Untersuchung von zwei Katzen und zwei Hunden, dass der Achselbogen nichts Anderes ist, als der Rest der dorso-humeralen Portion des Panniculus«. Doch will er diese Homologie nur gelten lassen für die Fälle, wo der Achselbogen sich durch Zwischensehne vom Latissimus dorsi absetzt. Die dorsalen Fasern, die sich direkt in den vorderen Rand des großen Rückenmuskels fortsetzen und den Achselbogen verstärken, betrachtet er als zur dorsalen Muskelgruppe gehörig, während er die Fascikel, die dem M. pectoralis genähert entspringen, durch dieses Verhalten des Ursprungs sowohl wie durch Insertion und Innervation der Pectoralmuskelgruppe zutheilen zu müssen glaubt.

Auch KOHLBRÜGGE (30) erwähnt bei Besprechung der Muskeln und peripheren Nerven der Primaten den Achselbogen und sieht »in diesen abirrenden Muskelbündeln des Latissimus dorsi denn auch nichts Anderes als einen Theil des rudimentären Hautmuskels«. Allein er nimmt die Fälle, wo »Theile des Latissimus dorsi zum Biceps, Coraco-brachialis, Tuberculum minus, Gelenkkapsel etc. treten, und die zuweilen beim Menschen beobachtet werden«, aus, und glaubt, dass solche Muskelzüge wahrscheinlich dem M. coraco-brachialis angehören.

Außerdem bezweifelt KOHLBRÜGGE die Innervation des Achselbogens durch Äste eines Nervus thoracicus anterior, weil er die entsprechenden Theile des Rumpfhautmuskels bei Semnopithecus von dem Ramus lateralis des Nervus dorsalis I oder auch II versorgt fand. Diese Angabe veranlasste wiederum VON BARDELEBEN (3), der die angefochtene Innervation sicher festgestellt hat, zu dem Schlusse, dass Achselbogen und Panniculus eben doch verschiedene Muskeln sein müssten.

Endlich hat ENDRES (19) im Anatomischen Anzeiger vom Jahre 1893 aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B. eine Varietät des gewöhnlichen Achselbogens beschrieben und greift, ohne der Panniculustheorie nur Erwähnung zu thun, ohne Berücksichtigung einer einzigen vergleichend-anatomischen Thatsache, ohne Feststellung der Nervenverhältnisse auf HUMPHRY's Erklärung des Achselbogens als Rest der ehemals ununterbrochenen, aus Pectoralis und Latissimus gebildeten dorso-ventralen Muskelplatte zurück.

Unter diesen Umständen erscheint es nicht unangebracht, der Frage nach dem Wesen des Achselbogens noch einmal näher zu treten.

Es wird sich vor Allem darum handeln, die TURNER'sche Ansicht durch neue Belege vergleichend-anatomischer Art zu stützen. Ist doch das Fortbestehen von Zweifeln an der Homologie des Achselbogens mit dem Panniculus carnosus der Thiere in erster Linie dem Fehlen einer einigermaßen den Rückbildungsprocess der Hautmuskulatur innerhalb der Säuger illustrirenden vergleichend-anatomischen Serie zur Last zu legen. Hierzu soll besonders durch Untersuchung verschiedenster Primatenformen beigetragen werden. — Ferner aber muss die TURNER'sche Theorie derart erweitert oder umgestaltet werden, dass sie auch die selteneren Abarten des typischen Achselbogenbefundes zu beleuchten im Stande ist. Dies kann nur geschehen, wenn das gegenseitige Verhältnis von Panniculus carnosus und Pectoralmuskulatur die gebührende Würdigung erfährt. In dieser Richtung finden sich auch Gesichtspunkte zur Diskussion und Klärung der Innervationsfrage. — Sodann wird es sich darum handeln, die »Panniculustheorie« an einem möglichst reichen menschlichen Material eigener und fremder Beobachtung nochmals durchzuprüfen. — Von dem so zu gewinnenden Boden aus sollen endlich die Argumente anderer Autoren vergleichend gewürdigt werden.

Vergleichend Anatomisches.

Den direktesten Anschluss an die menschlichen Zustände suchen und finden wir naturgemäß bei Vertretern der Primaten. Um die daselbst angetroffenen Verhältnisse richtig zu deuten, müssen wir jedoch auf ursprüngliche Formen zurückgreifen. In diesem Falle sind dies Formen, die das Hautmuskelorgan in vollständigerer Ausbildung besitzen. Denn es sei vorausgeschickt, dass mit aufsteigender Säugethierreihe die Hautmuskulatur in fortschreitender Rück-

bildung angetroffen wird. Die Verhältnisse, wie sie sich bei Monotremen und Marsupialiern finden, leiten uns auf kürzestem Wege zum Verständnis.

Monotremen.

Die Hautmuskulatur der Monotremen ist von G. RUGE (49) nach allen Richtungen aufs genaueste untersucht und beschrieben worden. Wir beschränken uns auf eine kurze Reproduktion des für die hier gestellten Ziele Bedeutungsvollen und wenden uns zunächst zu einer Darstellung der Verhältnisse bei *Ornithorhynchus*, um nachher für uns bedeutsame Abweichungen bei *Echidna* kurz anzuschließen:

Ornithorhynchus paradoxus.

Die von der Gliedmaßenmuskulatur der Brust ableitbare Hautmuskulatur bildet eine zusammenhängende, nur an wenigen Stellen unterbrochene Hülle um den ganzen Rumpf des Thieres. Sie erstreckt sich von der Clavicula über Brust und Bauch bis zur Kloake und zum Ansatz des breiten Ruderschwanzes. Einzelne Faserzüge erreichen den proximalen Abschnitt der caudalen Extremität. Sie zieht über die Seitenwand des Rumpfes zum Rücken, berührt dort die Medianlinie und steigt längs derselben herab bis zum Schwanz. Cranialwärts erstrecken sich einzelne Bündellagen zur oberen Gliedmaße, andere strahlen in benachbarte Halspartien aus.

Bedeutende Abschnitte des Hautmuskels gehen von Skelettheilen und zwar vom *Tuberculum majus humeri* und dessen distaler Fortsetzung am Humerus aus. Dieselben sind in ihrem Verlauf über die ventrale Thoraxfläche einheitlich neben einander geordnet, geschichtet allein gegen das Skelet hin. Die hier außen liegende Schicht verläuft rein caudalwärts, die innere mehr dorsal. Letztere greift am Skelet weiter medial, so dass sie von der äußeren Schicht überkreuzt wird. Die medialen Bündel kreuzen die Insertionsportion des oberflächlichen Pectoralmuskels. Noch tiefer gelagerte, vom Dorsum kommende Hautbündel lassen sich zu einer Sehncuplatte verfolgen, an der sie sich gemeinsam mit Bündelgruppen des Pectoralis anheften, denen sie lateral unmittelbar angefügt sind. Hier begegnen wir dem engsten Zusammenhang beider Muskeln. Von dieser tiefen Schicht aus haben oberflächlichere Lagen größere Selbständigkeit erlangt, ohne jedoch den Zusammenhang mit dem Skelet aufzugeben.

Die Muskulatur betritt die Rückenfläche in ausgedehnter Schicht von der vorderen bis zur hinteren Extremität. In der dorsalen Medianlinie berühren sich die Fasern beider Seiten. Die in der Nähe der vorderen Extremität den Rücken bedeckenden Massen strahlen zum Theil in die Lederhaut aus, zum Theil heften sie sich an die Dornen der Brustwirbel. Die Hauptmasse der Muskulatur zieht dagegen weiter caudalwärts mit mehreren, kräftigen Portionen zu den lateralen Fortsätzen von wenigen proximalen Schwanzwirbeln und zu der dorsalen Fascie der Oberschenkelregion.

Andere Theile des Muskels sind ohne Verbindung mit dem Skelet frei unter der Haut ausgebreitet; sie schließen medial an die Skeletportion an, reichen bis zur ventralen Mittellinie und erstrecken sich in kontinuierlicher Lage vom caudalen Körperende bis zur Fascie des Halses, an der sie sich befestigen. Vor der Kloake divergiren die Fasern und lassen ein dreieckiges Feld frei. Lateral anschließende Fasern strahlen in oberflächlicher Schicht in das Gewebe des Fettschwanzes, in tiefer zu den seitlichen Wirbelfortsätzen derselben aus; wieder andere erstrecken sich auf die hintere Gliedmaße. Parallel der schmalen Medianspalte zwischen den beiderseitigen Lagen dient eine interfibrilläre Spalte am Abdomen den Ausführgängen der Mammarydrüsen zum Durchtritt.

Echidna.

Die Hautmuskulatur von Echidna zeigt einige interessante Abweichungen von der des Schnabelthieres. Zunächst lässt sich in Folge höherer Differenzirung der Theile das Hautgebiet der Brust von dem des Facialis etwas schwerer trennen. Im Allgemeinen ist zu bemerken, dass die der Brustmuskulatur angehörigen Fasern die des Facialis überlagern und damit ihre sekundäre Ausbreitung in diese Regionen dokumentiren; denn bei niederen Thieren bildet das Facialisgebiet eine oberflächliche Schicht.

Die zum Rücken ziehenden Muskeltheile sind auf den Thorax beschränkt. Sie sind sehr kräftig und begeben sich ausnahmslos zum Stachelkleide der Haut. Durch diese Beziehung sind sie im Verband mit dem Skelet selbständiger geworden und haben sich von der übrigen Hautmuskulatur in gleicher Weise abgespalten wie diese von der Pectoralmuskulatur. Ihre gemeinsame Anheftungssehne umgreift am Humerus diejenige der von der Rectusfascie entspringenden Portion des Pectoralis major. Mediale Fasern, die am Humerus unter den

schrägen liegen und daselbst eine 2 cm breite Lage bilden, gehen in Längsbündel des Abdomens über.

An sie schließen sich Fasern, die den Knochen nicht mehr erreichen, sondern cranialwärts weiter ziehend sich durch eine Zwischensehne von der Muskulatur des Facialisgebietes absetzen.

Die am meisten medial gelegenen Längszüge beider Seiten begrenzen ein muskelfreies Gebiet. RUGE nennt es das Marsupialfeld. Am Rande desselben münden beiderseits die Mammarydrüsen. In der cranialen Begrenzung des Marsupialfeldes kreuzen sich einzelne Bündel der beiden Seiten. In weit höherem Maße ist dies am caudalen Ende desselben der Fall, wo die zur Mittellinie abbiegenden, sphinkterartigen Muskelfasern einen präanalen Muskel mit fast transversalem Verlauf bilden; an diesen schließen sich Fasern, die von vorn medial kommend die Cloake seitlich umfassen und gegen den Schwanz auslaufen. Durch das caudale und craniale Ineinandergreifen bilateraler Theile erheben sich die das freie Abdominalfeld umrandenden Bündel zu größerer anatomischer Selbständigkeit. Das Integument ist in Übereinstimmung mit diesem Felde vertieft. Diese Zustände finden sich beim Weibchen periodisch in viel prägnanterer Ausbildung. Es entsteht dann eine eigentliche Tasche, die das Ei und späterhin das Junge beherbergt und somit als Brutbeutel funktioniert. Zu dieser Zeit sind die seitlichen Hautpartien wallartig erhoben, am stärksten gegen die Cauda hin, wo sie quer gestellt in einander übergehen, während sie cranialwärts allmählich verstreichen. Dieser Theil des Muskels hat eine neue Bedeutung gewonnen: er ist zum *Mus. sphincter marsupii* geworden.

Die Verhältnisse dieser Muskelpartien bei den Monotremen sind vielleicht im Stande, später zu beschreibende, sonst unverständliche Befunde bei höheren Formen zu beleuchten. Andererseits begreift sich, dass diese Theile des Muskels da verschwinden mussten, wo die Geburt reifer, in höherem Grade lebensfähiger Jungen den Brutbeutel überflüssig machte.

Innervation des Hautmuskels bei den Monotremen.

Die für den subkutanen Rumpfmuskel bestimmten Nerven lösen sich ab von den *Nervi thoracici anteriores* und entstammen unteren cervikalen Spinalnerven. Diese vorderen Thorakalnerven dienen sonst ausschließlich der Innervation der Gliedmaßenmuskeln der Brust. Die Nerven für den Hautmuskel treten am Lateralrande des

M. pectoralis hervor und erreichen in der Nähe des humeralen Ursprungs die hintere Fläche des Muskels. Zwei starke, dem Pectoralis-Rande parallel abdominalwärts ziehende Äste lassen sich weit in die ventralen Abschnitte verfolgen. Es finden sich Äste nach allen Theilen des Muskels.

Bei den Monotremen tritt, so weit bekannt, zum ersten Mal in der Wirbelthierreihe eine Hautmuskulatur im Bereiche des Stammes auf. Ihre starke Entwicklung und hohe Differenzirung bei dieser Thierklasse lässt schließen, dass ihre Entstehung sich nicht hier zum ersten Mal vollzogen hat, sondern auf ältere Zustände zurückgehen muss. Ein direkter Anschluss, den wir beispielsweise bei den Reptilien vermuthen könnten, fehlt uns. Wir wissen nur, dass bei manchen Formen derselben der M. pectoralis eine starke Ausdehnung nach der seitlichen Rumpfwand hin nimmt, und dass diese Partien bei einzelnen mit der Haut zusammenhängen (RÜDINGER, 48). So bleibt nur übrig, ältere, uns nicht erhaltene Stammformen vorauszusetzen.

Immerhin zeigt die Hautrumpfmuskulatur der Monotremen in so fern ein primitives Verhalten, als 1) für den bedeutendsten Theil des Muskels die typische Knochenanheftung am Humerus erhalten ist. Denn es muss durchaus festgehalten werden, dass aus dem Namen »Hautmuskulatur« nur auf Lage unter der Haut und Verbindung mit derselben, nicht aber auf genetische Beziehungen geschlossen werden darf. Die Hautmuskulatur ist vielmehr stets eine Abspaltung der Skeletmuskulatur und ihre Beziehungen zur Haut sind erworbene. Dass die außerordentlich starke Ausbildung der Rumpfhautmuskulatur eine sekundäre ist, beweist auch der Umstand, dass sie zum Theil Muskeln überlagert, die unmöglich ihre Matrix gewesen sein können. Eine nicht gering anzuschlagende Stütze erhält unsere Anschauung ferner durch NUSSBAUM's (41) Beobachtung, dass der intramuskuläre Verlauf der versorgenden motorischen Nerven von der Eintrittsstelle in den Muskel an gerechnet Richtung und Maß der Ausbreitung des Muskels durch Wachsthum angebe. Der Nerv des Panniculus tritt nahe der Humerusinsertion in den Muskel ein. Dieser hat also von seiner Skeletportion aus seine große Ausdehnung über den Körper gewonnen.

Primitiv sind die Verhältnisse bei Monotremen aber 2) dadurch, dass wir über die Zugehörigkeit und Herkunft der Hautmuskulatur

des Stammes genauere, unzweideutige Aufklärung erhalten. Denn gerade für die Skeletportion ist der Anschluss an die Pectoralmuskulatur ein nicht zu verkennender und zum Theil sehr enger. Nicht nur bilden Theile des Rumpfbhautmuskels die direkte Fortsetzung der Pectoralmuskelschicht nach der Seite hin, sondern die proximalen Enden beider Muskeln sind in untrennbarem Zusammenhang mit einander, und gemeinsame Innervation sichert die durch die anatomische Lage gegebenen Beziehungen.

Andererseits compliciren sich die Verhältnisse schon bei den Monotremen dadurch, dass die Ausbreitung der Hautmuskulatur eine außerordentlich reiche und durch Selbständigwerden peripherer Theile schon bedeutend differenzirt ist. Dabei fällt die außerordentliche Anpassungs- und Wandlungsfähigkeit der Hautmuskeln auf. Während dorsale Theile im Dienste des Integumentes und seiner Bildungen (Stacheln) stehen, dienen andere zur Bewegung des Ruderschwanzes (Ornithorhynchus), und ventrale Fasern gewinnen Beziehungen zum Marsupial- und Mammarapparat.

Marsupialier.

Als Vertreter der Beutelthiere hatte ich ein männliches Exemplar von

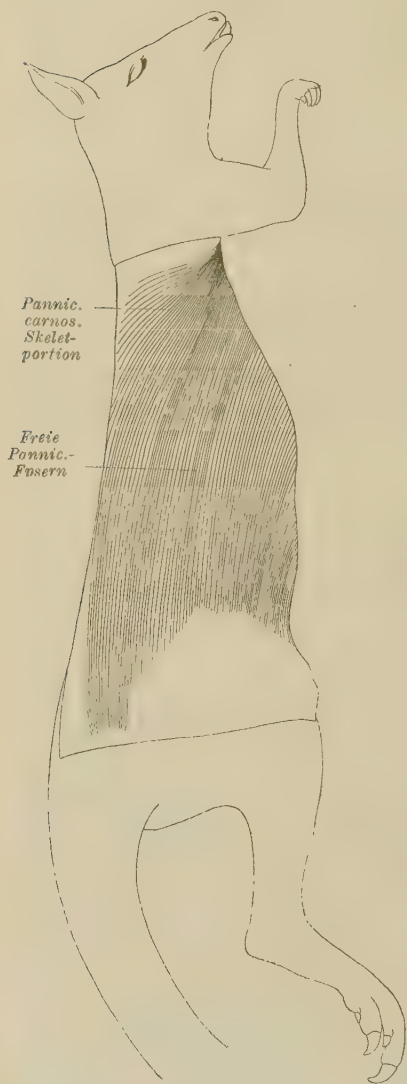
Macropus bennetti

zu untersuchen Gelegenheit. Ich fand folgendes Verhalten des Panniculus carnosus: Derselbe bildet eine ansehnliche, ununterbrochene Muskelschicht, die Rücken und Seite des Thieres von der Höhe der oberen Extremität an bis gegen das Becken hin bekleidet. Vorn erreicht der Muskel die Medianlinie und lässt nur die cranialsten und caudalsten Abschnitte der ventralen Körperfläche unbedeckt.

Der vom Armskelet ausgehende Abschnitt des Muskels ist in seiner proximalen Partie nicht breit; er schlägt sich unter dem Arm dorsalwärts und beginnt dann sich über eine größere Fläche zu verbreiten. Die der Achselhöhle nächst gelegenen Fasern gelangen in beinahe transversalem Verlauf nach hinten und inseriren an der Rückenhaut, wenig von der Medianlinie entfernt. Caudalwärts anschließende Züge erreichen in steiler absteigendem Verlaufe die Haut über der dorsalen Mediane, während nächstfolgende, über der Wirbelsäule angelangt, caudalwärts weiter ziehen; gegen das Schwanzende des Körpers hin weichen die Muskeln beider

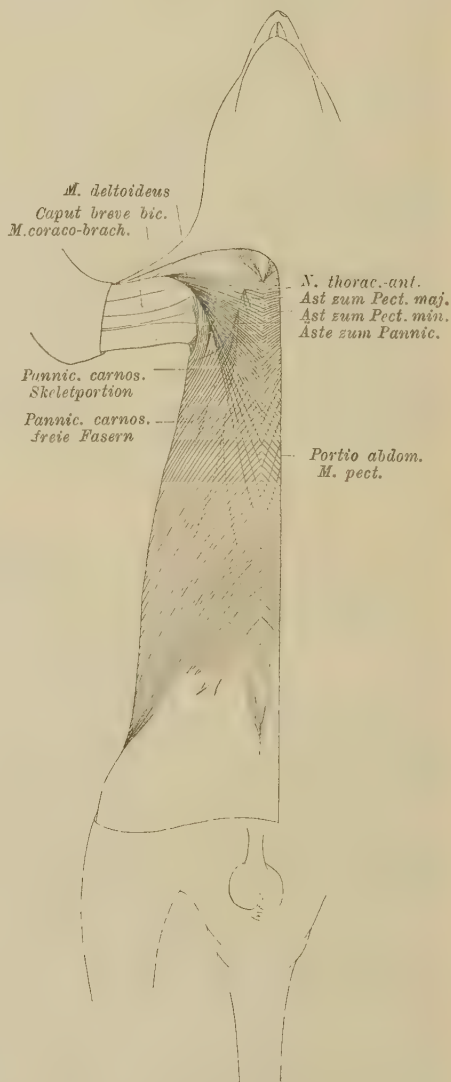
Seiten wieder etwas aus einander und inseriren in einer sehnigen Fascie über dem hinteren und seitlichen Theil des Beckengürtels.

Fig. 1.



Macropus bennetti ♂ (ca. $\frac{1}{7}$ nat. Größe). Rumpfhautmuskel von der Seite gesehen.

Fig. 2.



Macropus bennetti ♂ (ca. $\frac{1}{7}$). Rumpfhautmuskel von vorn.

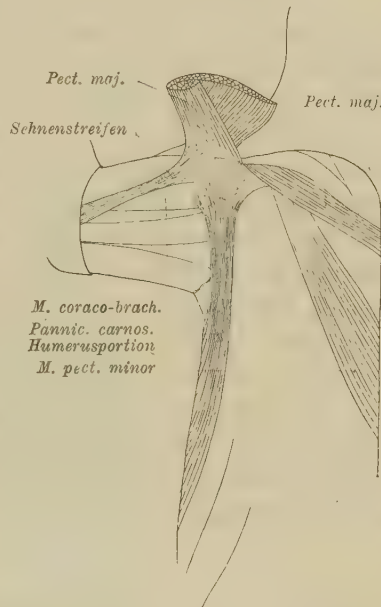
Die an der seitlichen Rumpffläche liegenden Muskelfasern reichen etwas weniger weit fußwärts. Vorn schließen sie zwar dicht an

den dorso-humeralen Theil an, gelangen jedoch nicht an den Oberarm. Vielmehr finden sie am lateralen Rande des Pectoralis major Anheftung und scheinen dort in diesen Muskel überzugehen. Weiter medianwärts folgende Fasern schieben sich mehr und mehr über den freien Rand des Brustmuskels, an dessen Fascie sie festhaften. Durch sie wird die ganze, von der Linea alba und Rectusfascie entspringende Portion des Pectoralis zugedeckt. Über dem Ende des Sternums erreichen sie die Mittellinie und stoßen mit denen der anderen Seite zusammen, um von der Mitte der ventralen Körperfläche an sich mit jenen theilweise zu kreuzen, so dass Fasern beider Seiten die Mitte überschreiten. Die hier entspringenden Bündel bilden eine besonders starke Schicht und begeben sich mit der die Inguinalgegend seitlich begrenzenden Hautfalte an die Fascie des Oberschenkels, bis nahe an das Knie herab.

Einige weiter unten am Bauche gelegene Muskelbündel ziehen nur eine kürzere Strecke weit in derselben Richtung und strahlen dann in der Fascie aus; vereinzelt Fasern sind der Medianlinie beinahe parallel in leichtem Bogen caudalwärts gerichtet und treffen weiter unten wieder zusammen.

Der am Oberarm befestigte Theil des Muskels schiebt sich unter die Insertionsportion des M. pectoralis major. Gleich darauf geht er in eine flächenhafte Sehne über, die auf der Ursprungssehne des M. coraco-brachialis und des kurzen Bicepskopfes liegt und mit einigen Fasern in die diese Muskeln bedeckende Fascie übergeht. Die stärksten und meisten Sehnenzüge folgen der Endsehne der tiefen (abdominalen) Pectoralisportion, mit der sie 1 cm von der gemeinsamen Knocheninsertion fest verwachsen sind. Wenige medial gelegene Fasern der Endsehne biegen gegen den Processus coracoides hin ab und inseriren hier ebenfalls in der Fascie.

Fig. 3.



Macropus bennetti ♂ (1/2). Insertionsverhältnisse des Panniculus carnosus am Humerus. M. pect. maj. abgetrennt und umgeklappt.

Innervation: Der ziemlich starke Nervenast des Panniculus carnosus entstammt einem N. thoracicus anterior, der außer dem genannten Aste je einen an den Pectoralis major und minor abgibt. Der Nerv theilt sich rasch in mehrere Zweige, die in die proximalen Theile des Muskels eintreten und sich nach allen Richtungen in demselben vertheilen. Zwei größere Zweige begeben sich nach dem Rücken, einer lässt sich in geradem Verlauf bis in die mittlere Bauchgegend verfolgen.

Die Verhältnisse der Rumpfhautmuskulatur beim Känguruh sind im Vergleich mit denen der Monotremen bereits merklich vereinfacht und reducirt. Das Hautmuskelgebiet des Stammes bildet eine einfache, überall leicht abgrenzbare Lage. Auf dem Rücken reicht der Muskel weniger weit nach dem Schwanze hin; vorn bleibt die obere Brust- und untere Bauchgegend völlig frei. Die eigenthümliche Anordnung der Muskelfasern am Bauche, ganz besonders die sphinkterartigen Züge erinnern an die Brutbeuteleinrichtung bei Echidna, und auch ihre auffallende Stärke lässt vermuthen, dass beim Weibchen diese Muskelabschnitte in die Organisation des Brutbeutels einbezogen sind. Von den Rückentheilen des Panniculus sind die cranialen die stärksten. Nach dem Schwanze hin wird der Muskel dünn und stellenweise beinahe fascienartig. Bezüglich der Anheftungsweise der dorso-humeralen Portion am Arme ist vorzüglich auf die enge Verbindung mit der Abdominalportion des Pectoralis und auf den Übergang von Fasern in die Armfascie hinzuweisen.

Primates.

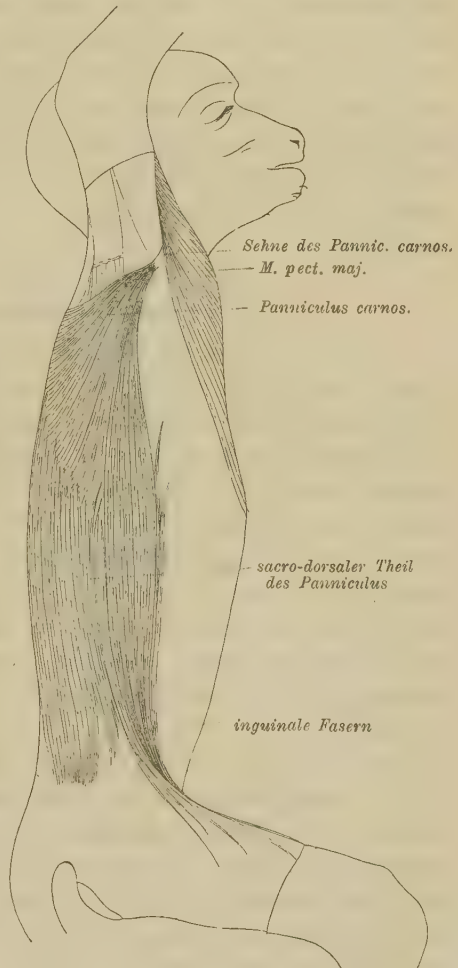
Innerhalb der Primates zeigt die Hautmuskulatur des Stammes die verschiedensten Grade von Rückbildung. Nicht nur innerhalb größerer systematischer Einheiten sind erhebliche Schwankungen die Regel, sondern auch die einzelnen Species weichen oft stark von einander ab. BURDACH (9) u. A. geben eine gemeinsame Beschreibung z. B. für »Inuus, Cynocephalus, Cercopithecus«. Für meine Befunde ist dies nicht möglich. Ich führe dieselben in ungefährender Reihenfolge nach dem Ausbildungsgrade der Hautmuskulatur auf.

Cynocephaliden.

1. *Cynocephalus hamadryas* ♂.

Der Hautmuskel bedeckt Rücken und Seite des Thieres fast vollständig bis zur Höhe des Armes. Dort sammeln sich die Fasern und gehen 1 cm vom freien Rande des *M. pectoralis* entfernt in eine dünne, schlanke Sehne über; diese schiebt sich unter den *Pectoralis* und breitet sich, über dem *M. coraco-brachialis* und dem kurzen *Bicepskopfe* angelangt, in der diese Muskeln deckenden Fascie aus. Die Fascie ist entlang der *Pectoralissehne* an der *Crista humeri* befestigt. Von der Sehne aus breiten sich die Fasern des Muskels distalwärts rasch zur Fläche aus und schlagen verschiedene Richtung ein. Die cranialsten, am Humerus lateralen, ziehen unter dem Arme mehr oder weniger transversal nach dem Rücken und inseriren an der Haut nahe der dorsalen Mittellinie. Die an diese anschließenden, an der Seite des Körpers liegenden Bündel reichen zuweilen etwas weniger weit nach hinten, dafür aber weiter caudalwärts, die längsten nicht ganz bis zur Mitte des Rumpfes. Die vordersten Fasern des Muskels, die eine in der Leibesmitte 3 cm breite Schicht bilden, ziehen vom Humerus ununterbrochen bis zur Inguinalbeuge und setzen sich auf der Vorderfläche des Schenkels mit einigen aus-

Fig. 4.



Cynocephalus hamadryas ♀ (1/3). Hautmuskulatur des Rumpfes von der Seite gesehen.

strahlenden Bündeln fort. Wenige, in der Inguinalgegend die ventrale Grenze bildende Züge reichen nicht bis zum Humerus, sondern strahlen in die Fascie der seitlichen Thoraxpartie aus. Die caudale Hälfte des Rückens bis zur Seite hin wird von Muskelfasern eingenommen, die selbständiger geworden und ohne Zusammenhang mit dem Humerus sind; die seitlichst gelegenen ziehen von der Mitte der Rückenlänge caudalwärts, den zur Inguinalgegend strebenden angeschlossen. Die übrigen füllen den Raum bis zur Medianlinie aus, sind unten an der Fascie über Kreuzbein und Darmbein befestigt und erstrecken sich cranialwärts um so weiter, je näher sie der Mittellinie des Dorsum liegen. Die längsten sind nur 2—3 cm vom cranialen Rande des Hautmuskels entfernt. Wo der humero-dorsale Theil mit dem sacro-dorsalen und inguino-dorsalen zusammentreffen, greifen die Faserenden in einander und durchflechten sich zum Theil.

2. *Cynocephalus maurus* ♂.

Der dorso-humerales Muskel ist gut entwickelt; die cranialsten Fasern desselben erreichen die dorsale Mittellinie; die an der Körperseite absteigenden reichen bis gegen den Brustkorbrand. Vordere Grenzbündel setzen sich ohne Unterbruch von der Axilla bis zur Inguinalgegend fort. Eine ziemlich breite, aber sehr dünne Muskelschicht liegt diesen in der unteren Körperhälfte seitlich an und steigt von der Inguinalgegend nach hinten oben, wo ihre Fasern stumpfwinklig mit denen des Dorso-humeralis zusammentreffen. Die Sacral- und Lumbalgegend ist von Muskulatur frei. Nur unter dem Mikroskop findet man im Bindegewebe dieser Region vereinzelte, quergestreifte Elemente. Die Ausstrahlung auf dem Femur ist gering.

Die Insertion geschieht an der Fascie über dem kurzen Bicepskopf so, dass die Züge der Muskelsehne sich von hier an fächerförmig in der Fascie ausbreiten. Es entsteht dadurch eine Verstärkung der Fascie in Form eines dreieckigen Sehnenblattes, das über den Biceps weg sich zur Pectoralisinsertion verfolgen lässt. Die aponeurotische Fascie schließt sich hier an die tiefe Lamelle der durch die Pectoralissehne gebildeten Tasche proximal an und ist mit der Unterfläche des Brustmuskels verwachsen. Weiter proximal, da wo die Fascie über dem Humeruskopfe liegt, inserirt an ihr die Portio-abdominalis musculi pectoralis und ist mit derselben bis zur Knochenbefestigung am Tuberculum majus humeri verfolgbar.

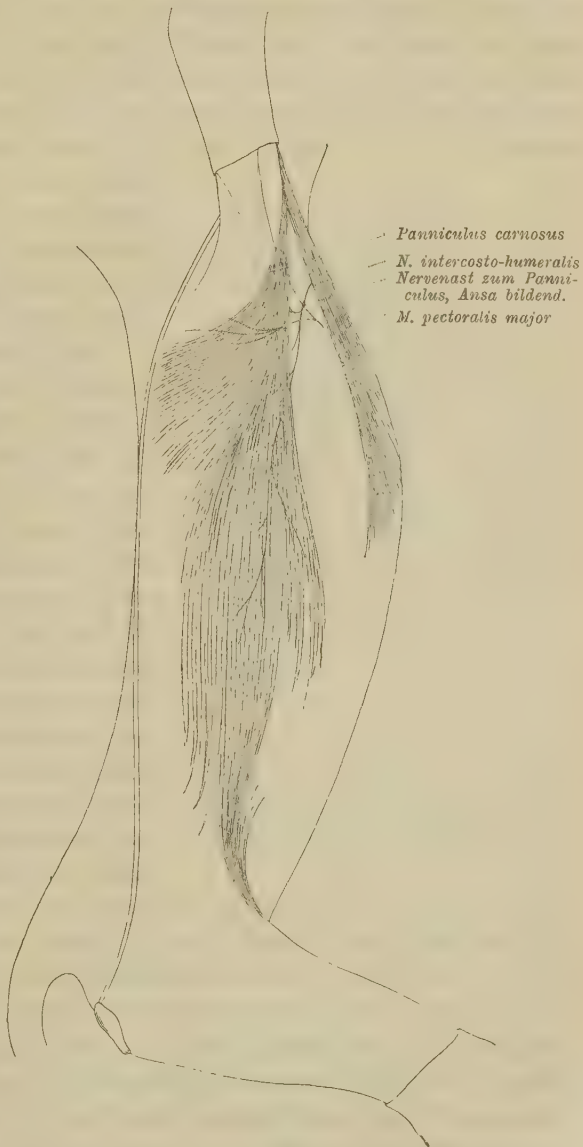
An die Portio abdominalis wiederum grenzt ohne trennende Spalte der Pectoralis minor, der jedoch mit der größeren Menge seiner Fasern zum Coracoid gelangt.

Fig. 5.

Innervation: ein Zweig des N. thoracicus anterior.

3. Cynocephalus babuin ♀.

Der Hautmuskel ist ziemlich ausgedehnt, aber in den distalen Theilen dünn; er hat stellenweise das Aussehen eines fein längsgestreiften Häutchens, in dem nur einzelne Züge sich schärfer abheben. Die ventralen Grenzbündel des Muskels erreichen die Schenkelbeuge nicht, sondern strahlen nach vorn in die Bauchfascie aus. Erst weiter nach der Körperseite gelegene, an die ersten anschließende Züge verlaufen ohne Unterbruch bis zur Inguinalfalte. Einzelne rückwärts folgende verlieren sich in der Fascie der Lumbalgegend.



Cynocephalus babuin ♀ (1/3). Hautmuskulatur des Rumpfes von der Seite gesehen.

Stärker entwickelt ist nur der craniale Abschnitt des *M. dorso-humeralis*. Er bildet die Hauptmasse der die Insertionssehne erreichenden Portion, die hier 2—3 mm dick und 5—6 mm breit ist. Die kurze, platte Endsehne inseriert an der sehnigen Fascie über dem kurzen Bicepskopfe. Ihre Fasern strahlen proximal- und distalwärts am Arme aus. Die stärksten Züge jedoch setzen sich in direkter Richtung nach der Pectoralissehne fort, die mit ihrer Unterfläche mit der Fascie verwachsen ist. Die von der Rectusscheide entspringende, vom übrigen Muskel getrennte Portion des Pectoralis

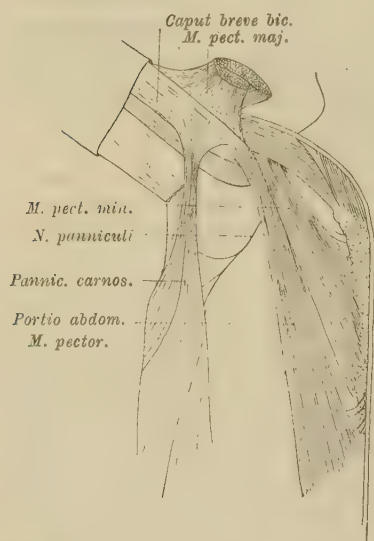
sendet einen Theil ihrer Insertionsfasern an dieselbe Fascie, an der auch der Hautmuskel inseriert; beide grenzen hier dicht an einander.

Innervation: Ein oberes Nervenstämmchen entspringt aus dem der Arterie cranialwärts anliegenden Plexusstrang. Es gelangt um den medialen Rand des Pectoralis minor zum Pectoralis major und giebt nur einen kleinen Ast zum erstgenannten Muskel und einen zweiten zur Kommunikation mit dem unteren *N. thoracicus anterior*. Dieser entspringt dem Strange, der caudalwärts der Arterie anliegt; er giebt einen Ast zum *M. pectoralis minor* und einen zweiten zur abdominalen Portion des major ab. Mit diesem läuft 3 mm

weit gemeinsam der dem Hautmuskel bestimmte Ast. Dieser tritt unter dem lateralen Pectoralisrande hervor, bildet eine Ansa, durch die ein Zweig des *Ramus lateralis* des dritten Intercostalnerven durchtritt, während ein anderer Zweig dieses Nerven in ihn übergeht. Ein Zweig des Panniculussnerven war in steil nach unten gerichtetem Verlauf durch den dünnen Muskelschleier hindurch sichtbar und präparatorisch bis in die untere Rumpfhälfte darzustellen.

CHAMPNEYS (11) giebt von *Cynocephalus anubis* folgende Beschreibung, die sich im Wesentlichen mit den von mir untersuchten Formen deckt: der *M. dermo-humeralis* steht in enger Verbindung

Fig. 6.



Cynocephalus babuin ♀ (1/3). Insertionsweise des Panniculus carnosus am Humerus. *M. pect. maj.* abgeschnitten und umgeklappt.

mit der Haut der Seite und des Rückens vom Becken bis zur Axilla. Er setzt sich mit geringen Fasern über die Außenseite des Femur bis zum Knie fort. Sein ventraler Rand war der muskulöseste; von hier nach dem Rücken zu wurde er zunehmend weniger muskulös und mehr sehnig und verlor alle Muskelfasern gegenüber der dorsalen Mittellinie. »Er gab einige Fasern dem Latissimus dorsi, nachdem er vorher einige von ihm empfangen.« Was dieses letztere Verhalten anbetrifft, so habe ich Ähnliches bei keinem einzigen der untersuchten Affen gefunden.

Die Befunde bei Cynocephaliden zusammenfassend, können wir sagen, dass daselbst die Hautmuskulatur zwar ziemlich ausgedehnt, aber in einzelnen peripheren Theilen sehr schwach ist. Die mit dem Humerus verbundene Portion bildet weitaus die Hauptmasse des Muskels und reicht in allen Fällen bis gegen die dorsale Medianlinie und bis zur Inguinalbeuge. Es kommen Fasern vor, die als Rest einer humero-abdominalen Schicht imponiren. Dorsale, caudale Abschnitte scheinen bei einzelnen Vertretern einen selbständigen Charakter gewonnen zu haben. Einzelne vordere Grenzfaser sind ebenfalls ohne Skeletbefestigung, strahlen, von der Inguinalbeuge kommend, gegen die Brust hin aus und erinnern so an die thoraco-abdominalen Fasern von Marsupialiern und Monotremen. In der Sacralgegend, die bei makroskopischer Betrachtung als muskelfrei erschien, fanden sich in einem Fall bei mikroskopischer Untersuchung einzelne muskulöse Elemente. Die Insertion findet an der Fascie des Oberarmes statt, lässt sich jedoch theilweise mit dieser zur Crista pectoralis oder zur Sehne des M. pectoralis verfolgen. Ein ähnliches Verhalten zeigt die abdominale Portion des Pectoralmuskels, die an der Insertion sich stets im Anschluss an den Hautmuskel findet.

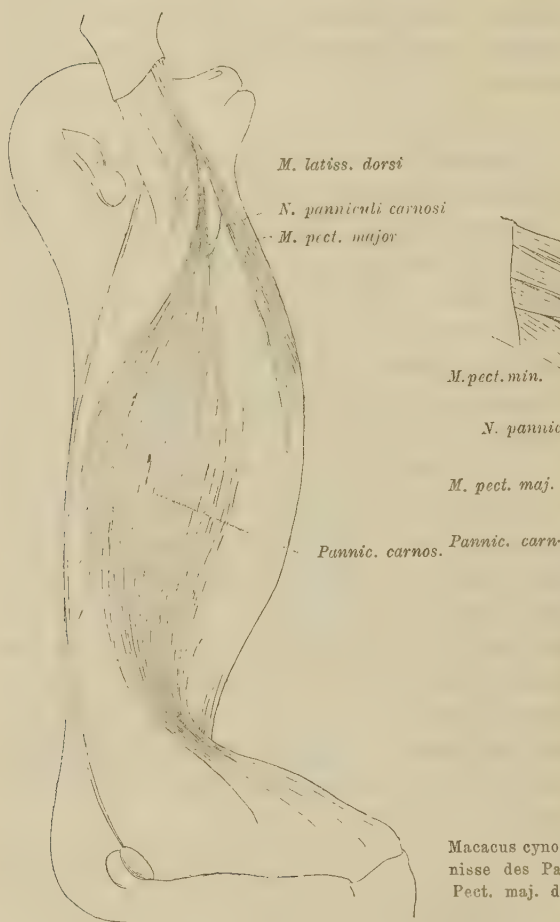
Makaken.

1. *Macacus cynomolgus* ♂.

Der Hautmuskel bildet in seiner Gesamtausbreitung eine Spindel, die in der Mitte des Rumpfes ihren größten Durchmesser besitzt. Nach dem Humerus und nach der Inguinalbeuge konvergiren die Fasern und setzen sich vereinzelt auf den Femur fort. Fasern von transversalem Verlauf nach hinten fehlen. Auch erreichen keine die dorsale Mittellinie. Von der humero-inguinalen Muskelspindel weichen

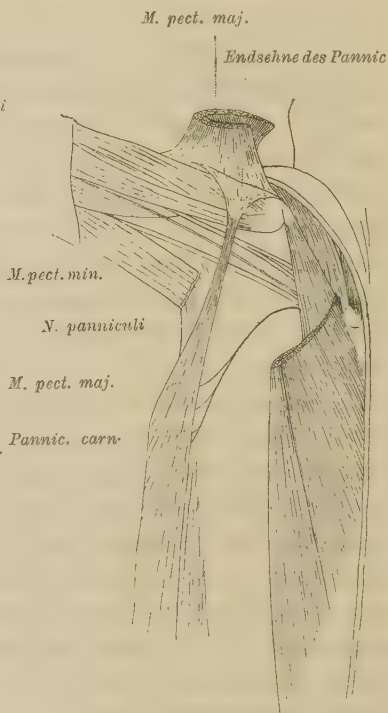
nur einige dorsale Fasern caudalwärts gegen die Wirbelsäule und eine ventrale cranialwärts gegen die Vorderfläche des Thorax ab. Wo der Muskel den Coraco-brachialis kreuzt, wird er sehnig. Die kleine Sehne breitet sich dann, vom Pectoralis major bedeckt, rasch

Fig. 7.



Macacus cynomolgus ♂ (1/3). Hautmuskulatur des Stammes von der Seite gesehen.

Fig. 8.

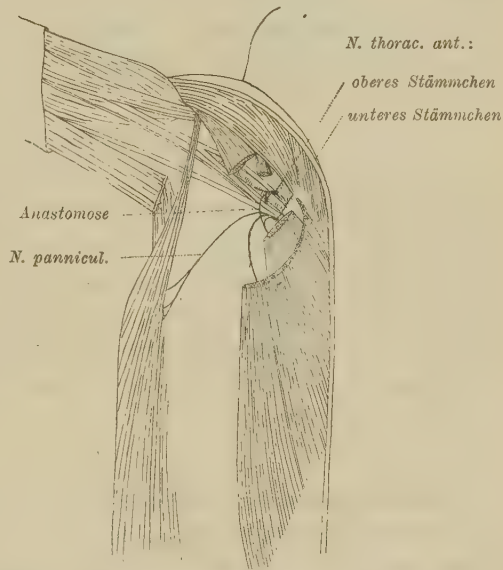


Macacus cynomolgus ♂ (1/2). Insertionsverhältnisse des Panniculus carnosus am Humerus. Pect. maj. durchgeschnitten und umgeklappt.

zu einem dünnen, dreieckigen, durch sehnige Züge verstärkten Fascienblatt aus, dessen Basis gegen den Rücken zu mit der Sehne der tiefen Pectoralisportion verschmilzt, proximalwärts etwas selbständiger, parallel zur Pectoralisinsertion am Humerus bis zu dessen Kopf Ursprung gewinnt.

Nerven: Der dritte Intercostalnerve schickt einen Zweig in den Hautmuskel, der sich in ihm jedoch nur zu verzweigen scheint; denn es lassen sich die Äste oft nach längerem Verlauf an die Oberfläche des Muskels verfolgen. Die Innervation geschieht wie bei *Cynocephalus babuin*: aus dem medialen Plexusstrang entspringt ein *N. thoracicus anterior*; er kommunikirt über die Arterie weg mit dem anderen und versorgt den *M. pectoralis minor* und mit gemeinsamem Ast die *Portio abdominalis* des *Pect. major* und den *Panniculus*.

Fig. 9.



Macacus cynomolgus ♂ (1/2). Innervationsverhältnisse des Panniculus carnosus und der Pectoralmuskulatur.

2. *Macacus sinicus* ♂.

Der Hautmuskel bildet eine zusammenhängende, Seite und Rücken deckende Schicht; vornziehen die medialen Grenzbündel ohne Abzweigungen nach der Bauch- oder Brustfläche etwa entsprechend der vorderen Axillarlinie ziemlich direkt zur Leistengegend, von wo sie sich nur wenig auf die Vorderfläche des Femur in der Fascie verbreiten.

Die nächstfolgenden Züge biegen, über dem Beckengürtel angelangt, dorsalwärts um, und sind gegen die Schwanzwurzel hin zu verfolgen. Die rastenden Muskelfasern verlaufen je nach ihrer weiter medialen oder lateralen Lage am Humerus steiler oder mehr quergerichtet zum Dorsum, wo sie nahe der Medianlinie an der Haut festhaften. So bleibt denn vom Rücken nur die *Regio nuchae* und ein schmales, caudalwärts etwas an Breite gewinnendes dreieckiges Feld über dem Lumbal- und Sacraltheile der Wirbelsäule vom Panniculus unbedeckt. Der Muskel inserirt mit ausstrahlendem Sehnenblatt in der Fascie über dem *Coraco-brachialis*. Sehnige Züge sind zur *Crista tuberculi majoris* verfolgbar.

3. *Macacus rhesus* ♂.

Der Hautmuskel besitzt mittelstarke Ausbildung; der dorso-humerale Theil ist am besten entwickelt. Seine Fasern erreichen hinten die Medianlinie und steigen abwärts bis über den Brustkorb- rand. Die ventralen Grenzbündel strahlen vereinzelt auf der Bauch- wand medianwärts aus. Einige, nur sehr dünne Fasern setzen sich bis zur Inguinalgegend fort, woselbst in der Hautfalte zwischen Femur und Bauchwand ein ansehnliches Muskelbündel erhalten ge- blieben ist, dessen Ausläufer sich auf die vorderen proximalen zwei Drittel des Oberschenkels erstrecken. Die sacrale und lumbale Rückenpartie bleibt frei. Insertion: wie oben.

4. *Macacus silenus* ♂.

Nur der Dorso-humeralis ist gut ausgebildet. Die ventralen Grenzbündel reichen bis zur Höhe der elften Rippe in der vorderen Axillarlinie. Die seitlich anschließenden sind etwas länger, über- ragen jedoch die zwölfte Rippe nur wenig. Die lateral am Humerus entspringenden Fasern ziehen durch die Axilla nach dem Rücken zur Haut etwa in der Höhe des Angulus scapulae. In der Inguinal- falte sind auch mikroskopisch keine Muskelfasern nachweisbar. Insertion: wie oben.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass bei den Makaken die Rückbildung des Hautmuskels einen Schritt weiter gerückt ist. Die Lumbo-sacralgegend wurde in allen Fällen mehr oder weniger frei gefunden. Frei verlaufende Fasern werden fast ganz vermisst. Wo die Rückbildung weiter schreitet, betrifft sie zuerst dorsale Theile der caudalen Körperhälfte, dann auch ventrale. In der Inguinal- beuge bleiben stärkere Muskellagen länger bestehen. Die Insertion bildet eine sehnige Verstärkung der Oberarmfascie in gewöhnlich dreieckiger Form. Sie zeigt unverkennbare Beziehungen zum *M. pectoralis major*.

Cercopitheken.

1. *Cercopithecus petaurista* ♂.

Der Hautmuskel ist sehr stark entwickelt, bedeckt fast ganz die seitliche und hintere Fläche des Rumpfes. Die vom Humerus kom- menden Bündel schlagen sich durch die Achselhöhle nach hinten und gelangen in ziemlich transversalem Verlaufe gegen die Medianlinie,

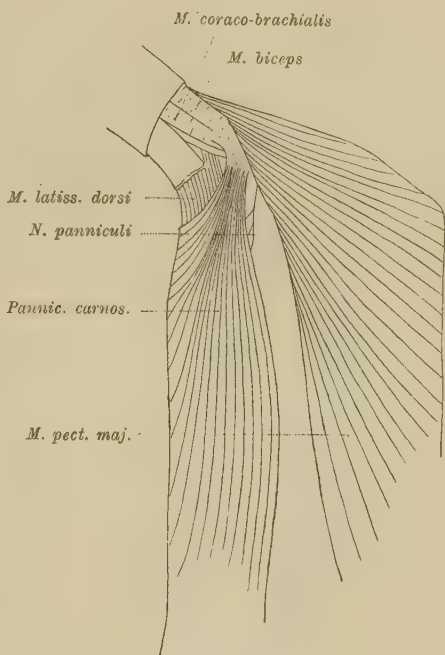
wo sie an der Haut befestigt sind. Die Fasern beider Seiten stehen nur um einige Millimeter von einander ab. An die eben beschriebenen anschließende Fasern biegen, an der dorsalen Mittellinie angelangt,

Fig. 10.



Cercopithecus petaurista ♂ (1/3). Hautmuskulatur des Rumpfes von der Seite gesehen.

Fig. 10 a.

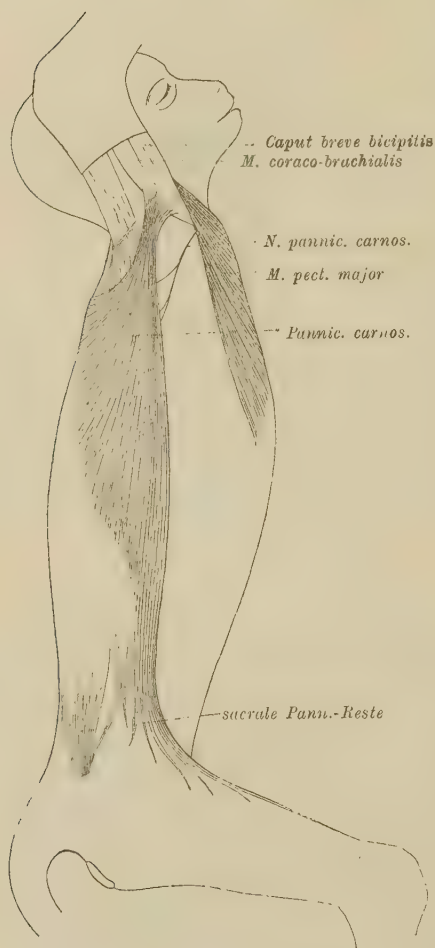


Cercopithecus petaurista ♂ (1/2). Rumpfhautmuskel mit Pect. maj. von vorn.

caudalwärts ab und verlaufen parallel der Wirbelsäule bis in die Gegend des Beckengürtels; hier strahlen sie einzeln in der Fascie aus. Die medialsten Faserzüge des Hautmuskels sind vom lateralen Rande des Pectoralis nur 1 cm entfernt; sie ziehen beinahe senkrecht an der Seitenwand des Rumpfes nach unten, springen in der Inguinalbeuge auf die Vorderfläche des Oberschenkels über und strahlen in dessen proximalen zwei Dritttheilen einzeln aus. Nur ganz vereinzelte, medialste Fasern erreichen die Inguinalbeuge nicht,

sondern enden schon in der Mitte des Rumpfes und unterhalb derselben. Am Humerus ist die platte Endsehne des Muskels 2 cm vom proximalen Knochenende entfernt an der Fascie des Coracobrachialis und kurzen Bicepskopfes befestigt und mit dieser Fascie zur

Fig. 11.



Cercopithecus sabaenus ♂ (1/3). Hautmuskulatur des Rumpfes von der Seite gesehen.

Crista tuberculi majoris zu verfolgen. Der abdominale Theil des Pectoralmuskels inserirt dicht an den Hautmuskel angeschlossen an der Fascie über dem proximalen Humerusende.

Nerven: Der aus dem medialen Plexusstrang kommende N. thoracicus anterior anastomosirt mit dem oberen N. thoracicus anterior und versorgt den Pect. minor und mit je einem, eine Strecke weit gemeinsam verlaufenden Aste die abdominale Portion des Pect. major und den Panniculus carnosus.

2. *Cercopithecus sabaenus* ♂.

Die cranialen Fasern dehnen sich bis zur dorsalen Medianlinie, die anschließenden nicht mehr ganz so weit aus. Die Fasern werden von der dorsalen nach der ventralen Körperfläche hin länger; die medialen Grenzbündel reichen ununterbrochen bis zur Inguinalbeuge und strahlen dann auf der vorderen und äußeren Seite des Femur aus. Wäh-

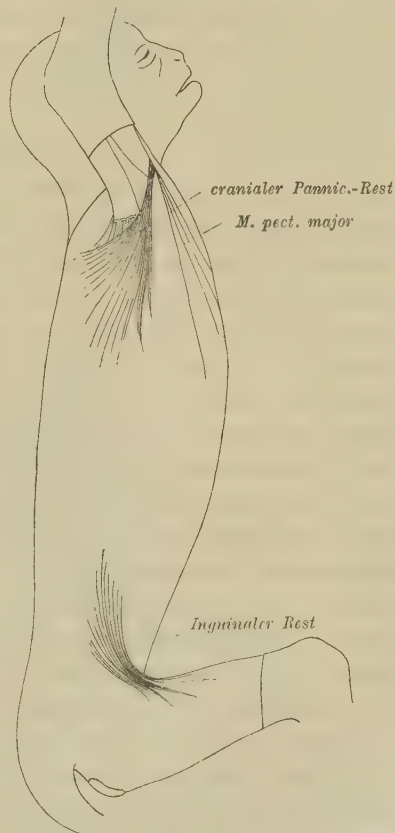
rend die mittlere Zone des Rückens ohne deutliche Muskulatur ist, finden sich weitere Reste über dem Sacrum und Ileum; doch sind diese Theile außerordentlich dünn. Die Humerusinsertion verhält sich wie bei *C. petaurista*; sie ist 3 cm vom proximalen Ende des

Knochens entfernt; an diesem, d. h. am Humeruskopf und an der Gelenkkapsel inseriren dicht neben einander die Portio abdominalis und der Pectoralis minor, der nur ganz wenige Fasern ans Coracoid sendet.

3. Bei *Cercopithecus patas* ♂

verhält sich der Hautmuskel fast ganz wie beim vorhergehenden. Die Lage der bis zur Inguinalbeuge durchgehenden Fasern ist etwas breiter, dagegen ist in den caudalen Rückenpartien keine Muskulatur vorhanden. An der Insertion sind die stärksten sehnigen Züge nach der Insertionssehne der abdominalen Portion des Pectoralis deutlich und ziemlich weit in der Fascie zu verfolgen. Die vom M. pectoralis major gebildete Tasche ist etwas tiefer als bisher; den an der Insertion medialst gelegenen Fasern der tieferen Lamelle läuft die Portio abdominalis parallel und dicht angeschlossen bis zum Humerus; dort inserirt sie etwas höher oben als bisher, d. h. an der Fascie, die über den langen Bicepskopf hinwegläuft; mit ihr befestigt sie sich an der Crista tuberculi majoris in proximaler Fortsetzung der Pectoralisinsertion.

Fig. 12.



4. *Cercopithecus cephus* ♂.

Der Panniculus carnosus bildet einen zwar nicht großen, doch deutlich darstellbaren Muskel, der unter den Pectoralis gelangt und hier in ein dünnes Sehnenblättchen übergeht, das, sich verbreiternd, an der Fascie des Coraco-brachialis und Biceps befestigt ist. Nach der Peripherie hin breitet sich der Muskel

Cercopithecus cephus ♂ (1/3). Hautmuskulatur des Rumpfes von der Seite gesehen.

flächenartig aus und wird dabei so dünn, dass sich seine Ausbreitzungszone nicht überall scharf bestimmen lässt. Die am meisten cranialwärts gelegenen Fasern ziehen sich unter dem Arme durch nach hinten, erreichen aber die Mittellinie daselbst nicht, sondern bleiben $1\frac{1}{2}$ —3 cm von ihr entfernt; die nächst anschließenden verlaufen steiler caudalwärts und sind bis etwa auf die Höhe der neunten bis elften Rippe deutlich zu verfolgen. Die medialsten verlaufen der Längsachse des Körpers ziemlich parallel, sind jedoch nicht ganz so weit wie die vorhergehenden verfolgbar. Während die mittlere Leibeszone der Hautmuskulatur entbehrt, finden sich weitere Reste einer solchen in der sich zum Oberschenkel spannen- den Hautfalte. Makroskopisch kaum mehr als Muskulatur erkennbar, zeigen diese feinsten Bündel unter dem Mikroskop deutliche Querstreifung. Von diesen Muskelfasern erstrecken sich einzelne von der Inguinalbeuge etwa 5 cm weit auf die seitliche Bauchwand und 2—3 cm weit auf den Oberschenkel.

5. *Cercopithecus pygerythros* ♂

zeigt weitgehendste Ähnlichkeit mit dem vorhergehenden. Der Hautmuskel dehnt sich jedoch etwas weiter aus, sowohl auf dem Rücken, wo seine Fasern die Mittellinie zum Theil erreichen, als caudalwärts, wo sie deutlich bis an den Rand des Brustkorbes verfolgt werden können. In der Inguinalbeuge liegen etwas weniger, doch stärkere Fasern. Die von Muskulatur völlig freie Zone in der Mitte des Leibes ist nur 3—4 cm breit. Die vordersten Fasern an der seitlichen Brustwand sind vom Pectoralis 4 cm entfernt. Insertion: wie beim vorhergehenden, nur etwas proximal verschoben. Die dünne, sich stark ausbreitende Endsehne der abdominalen Portion des Pectoralis überlagert ein wenig die des Hautmuskels, wobei die Flächen mit einander verwachsen sind; verwachsen sind sie auch mit der darüberliegenden Pectoralissehne. Dann breitet sich die Sehne der Portio abdominalis proximalwärts über das Schultergelenk aus, an dessen Kapsel sie hauptsächlich haftet.

Innervation: Der Hautmuskelnerv verläuft eine Strecke weit gemeinsam mit dem Ast für die abdominale Portion. Das ihn abgebende Stämmchen innerviert außerdem den Pectoralis minor und giebt einen Ast zwischen Pectoralis minor und Portio abdominalis hindurch zum major ab. Ein medialer Ast des Panniculusserven lässt sich dem Rande des Muskels nach bis über den-

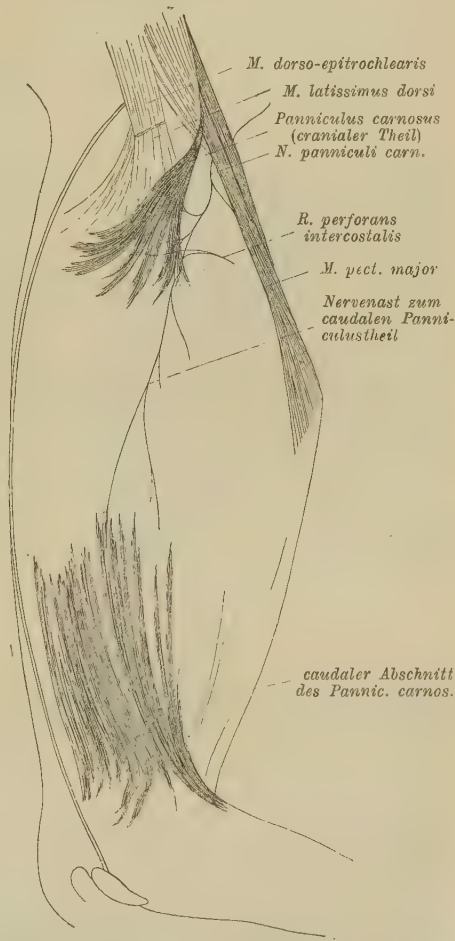
selben hinaus verfolgen. Er behält die Richtung nach der Inguinalgegend.

Für die Cercopitheken ergibt sich als charakteristisch: Der Hautmuskel zeigt die verschiedensten Grade von Rückbildung. Zuerst gehen am Rücken gelegene, caudale Theile verloren. Es kommt sodann zur Bildung einer muskelfreien Zone in der Leibesmitte. Weiterhin schrumpfen die noch erhaltenen Theile nach oben und unten zusammen. Von diesen kann der inguinale völlig schwinden. Die Fascieninsertion am Arme theilt der Hautmuskel mit der abdominalen Portion des Pectoralis, mit deren Fasern sich die seinen berühren und kreuzen können. Die Fascie wird näher oder ferner der Hauptsehne des Pectoralis major erreicht.

Inuus nemestrinus ♂.

Auch hier besteht der Panniculus aus zwei vollständig getrennten Theilen, die durch einen 15 cm breiten Zwischenraum geschieden sind. Der caudale Theil ist 15 cm lang und beschränkt sich nicht auf das so konstante inguinale Bündel. Es schließen an dieses vielmehr seitlich parallele Züge an, die hinten bis gegen die Wirbelsäule hin reichen. Einzelne dieser Muskelbündel biegen mit ihrem caudalen Ende sacralwärts im Bogen ab. Auf den Oberschenkel setzt sich der Muskel nicht fort.

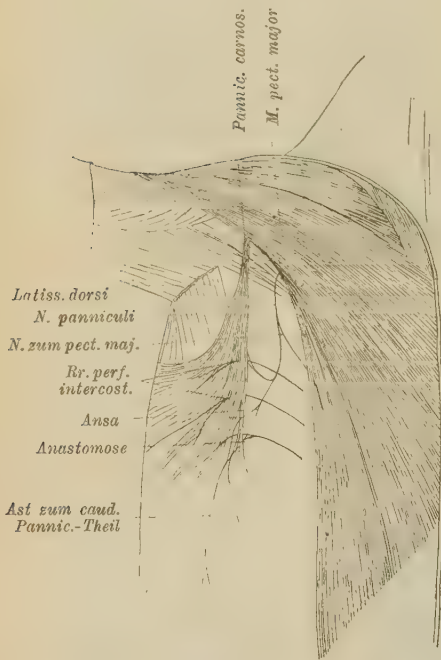
Fig. 13.



Inuus nemestrinus ♂ (1/4). Hautmuskulatur des Rumpfes mit Innervation, von der Seite gesehen.

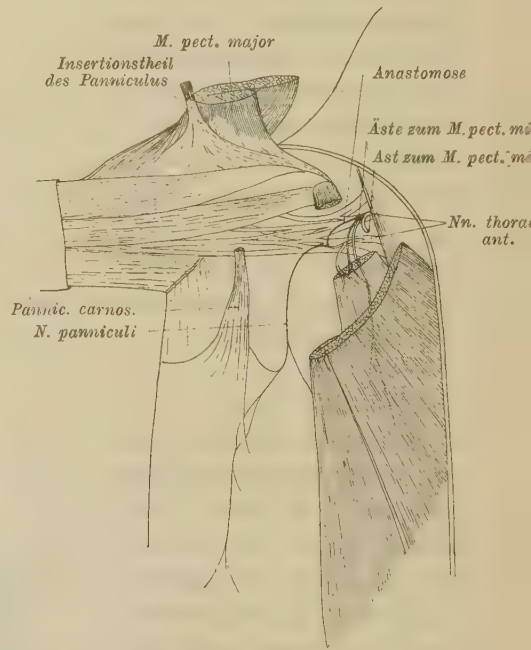
Der craniale Muskelabschnitt hat dreieckige Gestalt; die Spitze des Dreieckes liegt am Humerus, die Basis bilden die unter der Axilla an der seitlichen Thoraxwand ausstrahlenden Fasern. Diese sind in einzelnen, geschweiften Bündeln hauptsächlich dorsalwärts gerichtet und bilden durch ihren Verlauf nicht die Fortsetzung des caudalen Panniculustheiles. Brustwärts verschwindet der kleine Muskel unter dem Pectoralis major. Dort entwickelt er eine kleine, schlanke Sehne, die sich sodann zu einem dreieckigen, dünnen

Fig. 14.



Inuus nemestrinus ♂ (1/3). Frontalansicht. Pectoralis major, humeraler Panniculusrest; Innervation desselben.

Fig. 15.



Inuus nemestrinus ♂ (1/3). Frontalansicht der rechten Thoraxseite. Innervationsverhältnisse von Panniculus carnosus und Pectoralmuskulatur. Insertionsweise des humeralen Panniculusrestes.

Sehnenblatt ausbreitet, das sich der tiefen Portion des *M. pectoralis major* anschließt und dessen Basis, 1,3 cm von der Knocheninsertion entfernt, sich von der Endsehne dieses Muskels nicht mehr isoliren lässt. Die stärksten Züge des dreieckigen Sehnenblattes laufen nach dem proximalen Humerusende und dem Processus coracoideus parallel und gemeinsam mit lateralsten Ursprungsfasern der Portio abdominalis musculi pectoralis (siehe Fig. 15). Diese ist hier durchaus dem sternalen Theil des Pectoralis major angeschlossen.

Nervenversorgung: Aus dem Plexus brachialis lösen sich zur Innervation der vorderen Thoraxmuskeln zwei Stämmchen ab:

1) ein oberes (craniales) aus dem VII. Cervikalnerven.

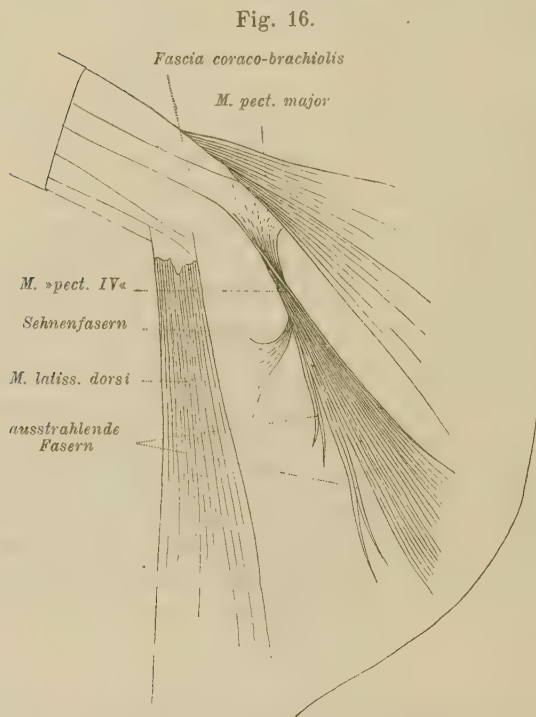
2) ein unteres (caudales) aus dem VIII. Das erste Stämmchen versorgt den Pectoralis major, giebt einen Zweig zum Pectoralis minor und anastomosirt mit dem zweiten Stämmchen. Dieses giebt seinen größten Ast an den Pectoralis minor ab. Ein zweiter Ast läuft zwischen den freien Rändern des großen Brustmuskels und des Hautmuskels herab, theilt sich nach einem Verlauf von 5 cm gabelig in Zweige zur Portio abdominalis des Pectoralis und zum Panniculus. Diesen betritt der Nerv mit mehreren Ästchen, von denen das am weitesten caudal eintretende eine Ansa bildet und mit einem Intercostalnerven anastomosirt. Die vereinigten Schenkel der Ansa verlassen den Muskel wieder und begeben sich in längerem, unverzweigtem Verlauf nach dem caudalen Theile des Hautmuskels; einen Nervenfaden konnte ich bis in die Faserung dieses Muskels verfolgen; andere lösten sich vorher nach vorn ab. Ich vermuthe, dass diese dem anastomosirenden Intercostaläste entstammten. In den cranialen Muskeltheil traten außer dem genannten Nerven Zweige von drei Intercostalnerven ein; es erweckte den Anschein, als ob auch diese an der Muskelversorgung mitwirkten. Mit Hilfe der Präparirlupe und unter Essigsäurezusatz gelang es an dem auf schwarzer Fläche aufgespannten, losgetrennten Muskel die Intercostaläste ohne Ausnahme durch den Muskel hindurch zu verfolgen; sie verzweigen sich in dessen Gewebe mehrfach, ohne jedoch in die Fasern einzutreten. Letzteres Verhalten zeigten nur die Äste des Thoracicus anterior.

Bei einem männlichen Exemplar von *Hylobates leuciscus*, das genau darauf hin untersucht wurde, konnte ich weder einen muskulösen Achselbogen noch sonstige Hautmuskelreste im Bereiche des Stammes finden. Auch BISCHOFF (7) und KOHLBRÜGGE (31) erwähnen nichts Derartiges.

Die Muskulatur der Anthropoiden ist von einer Anzahl von Forschern untersucht worden. Mir sind Beobachtungen von von BISCHOFF (8), EISLER (17), DENIKER (15), DUVERNOY (16), BURDACH (9), KOHLBRÜGGE (30), HEPBURN (25), CHAMPNEY'S (11), PRIMROSE (45) bekannt. Keiner dieser Autoren erwähnt weder Achselbogen noch Rumpfhautmuskel noch Rudimente eines solchen, noch beschreibt er irgend welche Muskeltheile, die ich auf Panniculusreste zurückzu-

führen im Stande wäre. Die geringe Zahl der bisher untersuchten Anthropoidenexemplare lässt die Frage offen, ob Hautmuskelreste nicht vielleicht als seltenere Variation, ähnlich wie beim Menschen, auch hier zu finden seien.

Ich selber konnte je ein Exemplar von Orang-Utang und Chimpanse untersuchen; beides mit negativem Resultat. Weder in der Axilla noch in der Inguinalgegend fanden sich entsprechende muskulöse Elemente.



Gorilla ♂ A. (1/2). Frontalansicht der rechten Thoraxhälfte. »Pectoralis quartus«.

An abnormen Befunden in der untersuchten Region fand ich nur beim Troglodytes niger eine kleine Pectoraliszacke, die mit dünner Sehne in die Oberarmfascie übergang, und einen sehnigen Streifen, der von der Oberfläche unterer Pectoralistheile herkommend, die Fascie zwischen diesem Muskel und dem Latissimus dorsi verstärkte, um sich hier zum Theil in der Fascie zu verlieren, zum Theil zwischen die Muskelfasern einzutreten.

Interessante Befunde traf ich dagegen beim Gorilla an. Durch die Güte von

Herrn Professor RUGE standen mir ein jugendliches und ein etwas älteres Exemplar zur Verfügung. Ich fand Folgendes:

Gorilla A (junges Thier) ♂.

Der vordere Latissimusrand zeigt keine Aberrationen gegen den Pectoralis hin, ist vielmehr ganz glatt und von normalem Verlauf; eben so der laterale Rand der sternalen Pectoralisportion. Im

freien Raume zwischen diesen beiden Muskeln liegt ein eigenthümliches, ziemlich bedeutendes Muskelbündel. Es entspringt von der Rectusfascie in der Höhe der fünften bis siebenten Rippe und ist an der breitesten Stelle nicht ganz 3 cm breit. Der Muskel verläuft, dem Pectoralis ungefähr parallel, aber überall durch 1—2 cm Zwischenraum von ihm getrennt, nach dem Oberarm. Den erstgenannten Ursprungsfasern fügen sich am lateralen Rande des Muskels vereinzelte kürzere Fasern an, die etwas mehr von der Seitenfläche der Brustwand herkommen. Noch näher der Insertion, etwa $3\frac{1}{2}$ cm von ihr entfernt, löst sich vom lateralen Muskelrand ein kleines scharf abgegrenztes Bündel sehniger Fasern los, zieht bogenförmig durch die Achselhöhle nach hinten, breitet sich im Bindegewebe fächerförmig aus und verliert sich, ohne den Latissimusrand erreicht zu haben, etwa 1 cm von ihm entfernt. Der Muskel inserirt mit sich ausbreitenden Sehnenfasern in der aponeurotischen Fascie des Coraco-brachialis, die proximalsten Fasern 1 cm vom Knochenende entfernt.

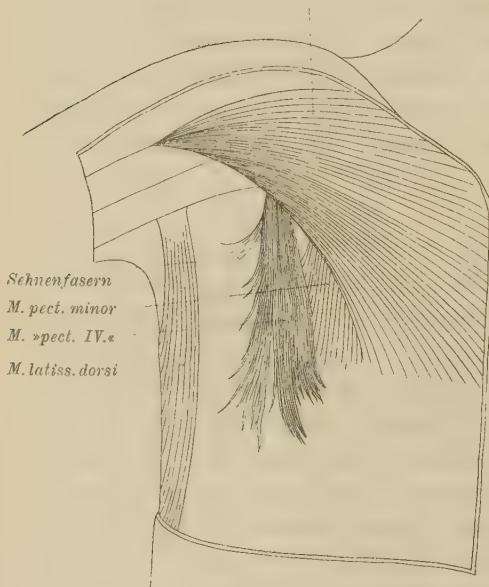
Gorilla B (älteres ♂ Thier).

Auch hier findet sich ein ganz ähnlich gestalteter Muskel, der sich jedoch tief unter den Insertionstheil des Pectoralis schiebt. Er liegt mit seinem peripheren Abschnitt so oberflächlich, dass er nach Abpräpariren der Lederhaut nur von einer ganz dünnen Fascie bedeckt und schon in seiner Form deutlichst sichtbar ist. Der Muskel ist am Ursprung von der sternalen Pectoralisportion durch einen 2—3 cm breiten Zwischenraum getrennt. In diesem werden Fasern des Pectoralis minor sichtbar, über dessen lateralsten Theilen der abnorme Muskel liegt. Derselbe entspringt mit vielen, äußerst dünnen und geschweiften Ausläufern von der tieferen Schichten bedeckenden Fascie im unteren, seitlichen Theile des Brustkorbes. Die lateralen Randbündel strahlen einzeln nach der Seitenfläche des Rumpfes aus und nähern sich dem Rande des Latissimus dorsi bis auf $1\frac{1}{2}$ cm. Von der inneren Achselfläche löst sich ein Bündel sehniger Fasern los, das, etwa 4 cm vom Oberarmknochen entfernt durch die Achselhöhle dorsalwärts im Bogen abbiegt und im Bindegewebe der Axilla ausstrahlt. Der abnorme Muskel inserirt, von Latissimus und Pectoralis völlig getrennt, am Arme. Er kreuzt den Pectoralis und gelangt viel weiter medianwärts, woselbst er eine platte, 1 cm lange Sehne bildet, die sich, an der dem M. coraco-brachialis und Biceps deckenden, äußerst derben Fascie angelangt,

verbreitert und in dieser Fascie ausstrahlt. Sie erreicht diese Fascie 2 cm von der Sehne des Pectoralis minor (also dem Coracoid) entfernt. Gegen die Insertion hin findet eine Verlagerung der Fasern in dem Sinne statt, dass die am weitesten lateral entspringenden Fasern am meisten medial inserieren.

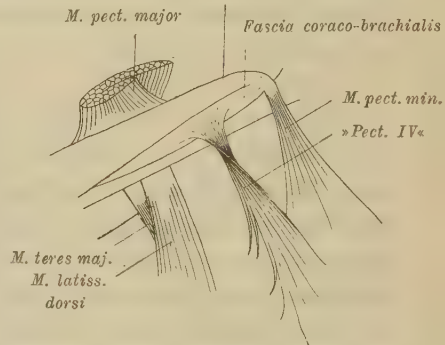
Die Deutung dieser Befunde stößt auf keinerlei erhebliche Schwierigkeiten. Der Muskel zeigt zwar gewisse Ähnlichkeit sowohl mit dem Hautmuskel als auch mit der Portio abdominalis des Pectoralis

Fig. 17.

M. pectoralis major

Gorilla B. (1/3). Rechte Thoraxhälfte von vorn. *M. pectoralis major* und »Pectoralis quartus«.

Fig. 18.

Fascia bicipitis

Gorilla ♂ B. (1/3). Insertionsweise des »M. pect. quartus«.

major. Ersterem nähert er sich durch seine oberflächliche Lage, seinen ganzen morphologischen Charakter, seine dorsalwärts ausstrahlenden Bündel; letzterem durch seine Nachbarschaft zum großen Pectoralmuskel und (Fall A) durch seinen Ursprung von der Fascia abdominalis. Immerhin passt der Name einer »Portio abdominalis« auf den mit keiner Faser vom Abdomen entspringenden Muskel der Fig. 17 schlecht. Auch der Umstand fällt schwer in Betracht, dass der dargestellte Muskel die Fasern des Pectoralis minor kreuzt, während die Portio abdominalis mit diesem Muskel ganz gewöhnlich ein- und dieselbe

Schicht bildet. Die Insertion lässt den besprochenen Muskel mit annähernd gleichem Rechte beiden Muskeln zutheilen, nähert sich jedoch mehr der für den Panniculus regelmäßig angetroffenen. Im Allgemeinen passt auf ihn am besten die MACALISTER'sche Definition des Pectoralis IV. Er beschreibt diesen als einen beim Menschen seltenen Muskel, der, von den unteren Rippen und der lateralen Thoraxfascie entspringend, entlang dem unteren Rande des Pectoralis major läuft und am Humerus mit oder unter dem Pectoralis inserirt ist, oder auch in der Fascie des oberen Theiles des Armes. WILSON beschreibt den Pectoralis IV ähnlich und fügt hinzu, dass er in enger Beziehung zum Panniculus stehe. — Hier ist der springende Punkt der Frage. Nach dem Bisherigen liegt die Entscheidung auf der Hand. »Portio abdominalis«, »Pectoralis IV«, »Panniculus carnosus« sind eben mehr dem Namen als dem Wesen nach verschiedene Dinge. Alle drei stellen nur Stufen der Ausbreitung des Pectoralis major nach seitlichen Rumpfteilen dar. Sind die Begriffe des Panniculus und der Portio abdominalis noch einigermaßen abzugrenzen, so lässt sich dagegen der Pectoralis quartus als besonderer Muskel nicht halten. Vielmehr ist in ihm (und so auch beim vorliegenden Fall) . . gerade jenes vermittelnde Bindeglied zwischen Pectoralis und Panniculus entwickelt, das bei anderen Primaten am frühesten verloren geht und dem Humero-abdominalis der Monotremen entspricht. Wie wir jenen als Panniculustheil beschrieben haben, so besinnen wir uns nicht, auch für den Gorilla Panniculus-Reste zu notiren.

Ein Rückblick auf die beschriebenen Hautmuskelbefunde bei Primaten ergibt folgendes Resultat: Der Rumpfhautmuskel tritt bei den Primaten von Anbeginn an in vergleichsweise reducirter Form auf. Er ist fast ganz auf den vom Humerus ausgehenden Theil beschränkt. Von diesem wiederum sind es (mit Ausnahme von Gorilla) speciell die den Rücken und die Seite deckenden Abschnitte, die am vollständigsten erhalten bleiben. Eine phyletisch größere Ausdehnung des Muskels wird durch einzelne, nach verschiedener Richtung ausstrahlende Fasern angedeutet. Innerhalb der Primaten fällt der Panniculus carnosus weiteren Rückbildungsprocessen anheim, die sich stufenweise bei den einzelnen Formen dokumentiren. Die Reduktion vollzieht sich derart, dass Muskeltheile successive an Stärke einbüßen, fascienartig werden und für das unbewaffnete Auge verschwinden, während mikroskopische Reste noch fortbestehen. Der Process ergreift im Allgemeinen zunächst caudale Abschnitte, doch

bleiben einzelne Bezirke lange im Besitze eines insulären Muskelrestes. Der craniale Panniculustheil ist im Zustande stärkster Reduktion nur mehr ein unansehnlicher Muskelzipfel, der auf dem Latissimus dorsi liegend oder dessen vorderen Rand etwas überragend, wenig über die Axilla hinaus nach hinten reicht. Der Hautmuskel zeigt am Arme folgende Insertionsmodi:

- 1) Gemeinsam mit der Pectoralissehne.
- 2) Von ihr getrennt an der Crista tub. majoris.
- 3) An der Fascie über der langen Bicepssehne, über dem kurzen Bicepskopf oder dem Coraco-brachialis.
- 4) Kombinationen von 1 bis 3.

Seine Insertionsfasern sind in einzelnen Fällen gegen den Humeruskopf, die Gelenkkapsel, den Processus coracoides verfolgbar. Er zeigt stets enge Beziehungen zum Pectoralis major; speciell ist er in den meisten Fällen der abdominalen Portion desselben am engsten angeschlossen.

Die Innervationsverhältnisse des thierischen Panniculus, über die lange Unklarheit herrschte, müssen in Kürze einer speciellen Betrachtung unterzogen werden:

Wir selber fanden den Hautmuskel des Rumpfes in allen Fällen von einem Zweige des N. thoracicus anterior versorgt, der selbständiger oder in Verbindung mit dem Aste der abdominalen Pectoralisportion (Pect. IV.) vom Stamme nahe dem Plexus-Ursprunge sich trennte. Die Engländer beschreiben als Nerven des Panniculus seit PATERSON'S Arbeit über »The limb plexuses of mammals« den »lateral cutaneous nerve of the thorax«, den PATERSON als Homologon des N. Wrisbergii (Cutaneus brachii medialis) erklärte; der hierdurch entstehende Widerspruch zwischen der Versorgung von Panniculus und Achselbogen wurde erst durch BIRMINGHAM geklärt. Dieser wies nach, dass der »Lat. cut. N.« außer durch die Komponente des N. Wrisbergii, und zwar in erster Linie, durch Fasern des N. thoracicus anterior gebildet werde, ja dass diese seine motorischen Bestandtheile ausschließlich liefern. An einer kleinen, vergleichend-anatomischen Reihe zeigt BIRMINGHAM, wie der »Lat. cut. N.« in loserem oder engerem Zusammenhang mit dem übrigen N. thoracicus ant. entspringen könne; er erwähnt sowohl Zustände völliger Trennung als auch völliger Vereinigung. Wer ohne Berücksichtigung der WILSON'schen Arbeit den Nerven unbefangen beschreibt, wird ihn eben einfach als bis zu einem gewissen Grade selbständigen Ast des

N. thoracicus ant. anführen, als welchen er sich uns stets präsentirte. Die Frage nach der Homologie mit dem N. Wisbergii liegt unserer Betrachtung abseits.

Es bestehen aber weitere Unklarheiten bezüglich der Innervation des Hautmuskels. KOHLBRUGGE sagt: »Die proximalen Theile des Hautmuskels, welche in der Achselhöhle liegen, werden bei Semnopithecii von dem Ramus lateralis des N. dorsalis II oder auch III versorgt, und ist das gewiss die naturgemäße Innervation des Achselbogens.« Da KOHLBRUGGE den Achselbogen auf den Panniculus zurückführt, ist also auch für diesen die genannte Innervation die »naturgemäße«. Diese Bemerkung giebt uns den Schlüssel zu KOHLBRUGGE'S Befunden. Auch ich fand Intercostalnervenzweige in den Panniculus eintreten und sich verzweigen, bevor ich die Innervation durch den N. thoracicus anterior feststellen konnte. Da die peripheren Theile des Hautmuskels mit der Haut so eng zusammenhängen, dass sie durchaus einen Bestandtheil der Subcutis bilden, so ist nichts selbstverständlicher, als dass die Hautnerven sich in dieser Lage bereits in allerfeinste Zweige auflösen und der Nachweis des endlichen Verbleibs derselben sehr mühsam ist. Nur die Überzeugung, dass die Innervation durch Rami laterales der Intercostalnerven unmöglich die »naturgemäße« sein könne, veranlasste mich zu den auf pag. 481 beschriebenen genaueren Nachforschungen, die denn auch zu dem Resultate führten, dass die Innervation nicht obigen Zweigen sondern einem Ramus des N. thorac. ant. zufällt. Nicht nur die enge Zugehörigkeit des Hautmuskels zur Extremitätenmuskulatur der Brust ließ eine solche Innervation erwarten, sondern auch der Umstand, dass uns die Rami laterales als sensible Hautäste bekannt sind. —

In wie fern sollte auch die Versorgung durch Intercostalnerven die »naturgemäße« sein? WILSON allerdings behauptet auch, dass diese Äste dem »Lateral cutaneous nerve« bei der Versorgung des Panniculus helfen und meint sodann, es sei wohl diese Innervation die ursprüngliche, entsprechend dem höheren Alter metamerer Anordnung. Erst nachträglich habe der Plexusast durch Specialisation des humeralen Panniculustheiles die Vorherrschaft erlangt. Ist das vielleicht auch KOHLBRUGGE'S Anschauung? Wenn aber der Panniculus sich aus metameren Stücken seines ganzen Ausbreitungsgebietes zusammensetzt, dann wird doch dasselbe auch für andere Muskeln des Schultergürtels der Fall sein, z. B. für den fast eben so ausgedehnten Latissimus und den Pectoralis. Warum aber finden

wir denn diese ausschließlich durch cervicale Spinalnerven versorgt? Welchen Werth hat überhaupt noch die Nervenversorgung für die Deutung der Muskeln, wenn eine ursprüngliche Innervation späterhin durch eine andere verdrängt wird? Ist es nicht gerade die auffallende Konstanz in der Beziehung der Muskeln zu den Metameren ihres Entstehungsbezirkes, die uns gewanderten und durch Wachsthum ausgebreiteten Muskeln ihre ursprüngliche Heimat nachweisen lässt? —

Befunde beim Menschen.

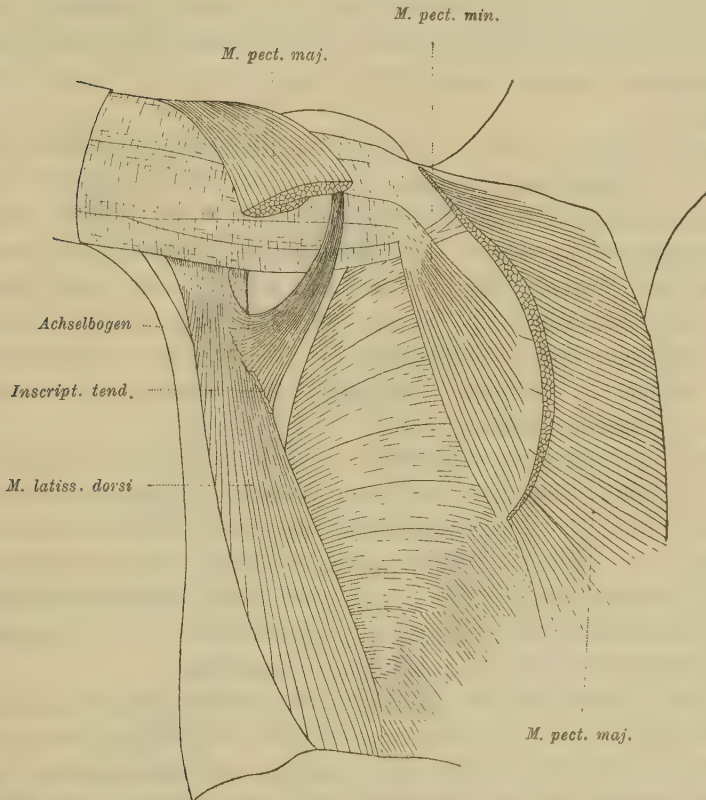
Wir wenden uns nunmehr zu Ergebnissen der menschlichen Anatomie. Was bei einzelnen Primaten Norm war, tritt uns hier als nicht allzuseltene Varietät entgegen. Es sei an die zu Anfang dieser Arbeit gegebene, kurze Definition des Achselbogens erinnert. Die morphologische Ähnlichkeit des dort beschriebenen Gebildes mit Theilen der Hautmuskulatur der Primaten ist auffallend; sie geht in allem Wesentlichen in Kongruenz über: hier wie dort verläuft ein flacher, dreieckiger Muskel von der Fläche proximaler Latissimus-Theile durch die Axilla zur Pectoralissehne. Von den Reduktionsformen, wie sie für *Cercopithecus* oder *Inuus* beschrieben wurden, führen in der That fließende Übergänge zum Menschen, Übergänge, deren Spannweite die Variationsbreite innerhalb der Primatenordnungen nirgends überschreitet. Ja, es ist von den jetzt gewonnenen Gesichtspunkten aus möglich, Spielarten der menschlichen Varietät als ursprünglichste Zustände zu erkennen und den letztbeschriebenen thierischen direkt anzureihen.

Fasern des Achselbogens, die der Oberfläche des Latissimus ohne engere Verbindung mit dem Muskel auflagern, wurden häufig beobachtet. BIRMINGHAM (6) behauptet, dass, wo eine Zwischensehne fehlt, die Achselbogenfasern sich auf der Oberfläche des hinteren Blattes der Fascie des Latissimus dorsi verlieren und LE DOUBLE (35) bestätigt das häufige Vorkommen von, dem Latissimus aufgelagerten, seine Fasern schräg kreuzenden Zügen, die sich nicht im Inneren des Muskels verlieren, sondern auf der äußeren Fascienlamelle liegen. Auch HEARD (CUNNINGHAM, 14) beobachtete unter acht Fällen dreimal den Ursprung der Achselbogenfasern von der Oberfläche der Latissimusehne und dreimal einige von der Fläche des Muskels entspringende Fasern neben anderen, die direkt in die Fasern des vorderen Muskelrandes fortgesetzt waren. Auch an dem auf Fig. 19

dargestellten Präparat¹ sind solche Fasern neben anderen vorhanden: es sind die steil nach hinten-oben umbiegenden Züge.

Wir müssen aber auch eine zweite Kategorie von Achselbogenfasern als durchaus ursprüngliche auffassen; und zwar sind dies Fasern, deren Abstammung von Panniculustheilen von einzelnen

Fig. 19.



Menschliche Varietät: muskulöser Achselbogen mit typischem Verlauf. (Thorax von der Seite gesehen, rechter Arm zur Horizontalen erhoben. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.)

Autoren ausdrücklich zurückgewiesen wird. Der Panniculus überlagert bei den Affen den Latissimus dorsi. Seine vordersten Fasern jedoch überschreiten sehr häufig den ventralen Rand dieses Muskels. Sie liegen, demselben parallel, auf angrenzenden Theilen des Serratus

¹ Alle neu hier aufgeführten Befunde wurden in dem Züricher Präparirsaale im Laufe der letzten Jahre aufgenommen.

anterior und bilden dadurch gleichsam seine unmittelbare Fortsetzung nach vorn. Bleiben solche Fasern des Panniculus erhalten, so erwecken sie den Anschein, als ob sie in der That dem Latissimus dorsi angehören, während sie ihm nur angelagert sind und vielleicht gerade desswegen vorzugsweise erhalten blieben, weil sie durch ihren mit dem Latissimus völlig übereinstimmenden Verlauf in die Aktionen dieses Muskels mit einbezogen werden konnten. Den Schlüssel zu solchen Befunden geben Zustände wie der schon erwähnte, von CUNNINGHAM beschriebene, wo Fasern des Achselbogens zum Theil den Latissimus kreuzen, zum Theil dessen ventralem Rande sich anschließen.

Sehr instruktiv ist ein von RÜDINGER abgebildeter Befund (48): der mit der Pectoralissehne inserirende, etwa 2 cm breite Muskel kreuzt die Achselhöhle und liegt dann nicht über, sondern neben dem Latissimus dorsi, dessen vorderem Rande so dicht angeschlossen, dass hier eine Muskeleinheit zu bestehen scheint; erst nach einem Verlauf von wenigstens 10—12 cm sieht man die Fasern des abnormen Muskels wenig ausstrahlend in der Fascie des Serratus enden, so dass sie gleichsam eine additionelle seitliche Ursprungszacke des Latissimus bilden.

Ein von ELSÄSSER (18) beschriebener Fall bildet eine Übergangsstufe zur völligen Verschmelzung beider Muskeln: »Das zarte Muskelchen stellt nur die Fortsetzung des innersten Costalbündels des Latissimus dar, welches selbst von der Hauptmasse des Muskels etwas abgegrenzt erscheint. Die sonst vorfindliche Inscriptio tendinea an der gewöhnlichen Abgangsstelle des Muskels ist hier wenigstens durch eine intermediäre Sehnensubstanz angedeutet.«

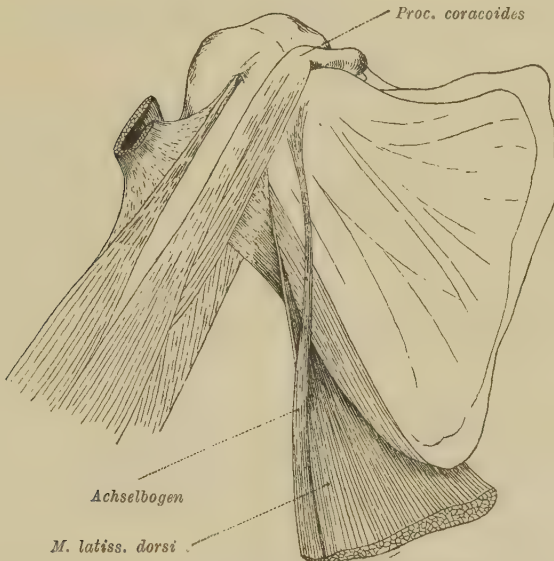
Ähnlich verhält sich das auf Fig. 20 abgebildete Präparat, dessen periphere Theile leider abgeschnitten waren: von dem am weitesten ventralwärts gelegenen Theil der costalen Latissimusportion löst sich das äußerste Bündel, $40\frac{1}{2}$ cm von der Insertion des Muskels am Knochen entfernt, los und verläuft als selbständiger, kleiner Muskel in der Richtung nach dem Processus coracoides, um sich etwas unterhalb desselben in feinste Fäserchen aufgelöst im Bindegewebe der Achselhöhle zu verlieren. Der kleine Muskel ist, von seiner Ablösungsstelle an gemessen 10 cm lang und zuerst 0,8 cm breit; er wird dann rasch schmaler. Ungefähr auf gleicher Höhe wie der Haupttheil des Latissimus dorsi bildet er seine dünne, flache Sehne. Vor seiner Ablösung besteht das Muskelbündel als völlig gleichwerthiger Theil des Latissimus, von dem es höch-

stens durch etwas reichlicheres interfasciculäres Bindegewebe abgegrenzt ist.

Fälle, wo das durch die Achselhöhle ziehende Bündel ohne Absetzung irgend welcher Art in den Latissimusrand überging, sind von PRINCETEAU (45a), CUNNINGHAM (14) und Anderen beobachtet worden. Diesen Charakter zeigt auch eines der auf Fig. 24 dargestellten Bündel.

An solche Zustände schließen sich seltener vorkommende, äußerst interessante Faserbefunde an, die ebenfalls ein durchaus ursprüng-

Fig. 20.



Menschliche Varietät: muskulöser Achselbogen. $\frac{2}{3}$ natürl. Gr.

liches Verhalten imitieren. Nur entsprechen sie nicht dorso-lateralen, sondern ventro-lateralen Panniculustheilen und weisen dadurch auf Zustände zurück, die selbst bei Primaten schon selten geworden sind. Bei *Cercopithecus petaurista* fanden wir den vorderen Panniculusrand dem lateralen des Pectoralis bis auf 1 cm genähert (s. Fig. 10a). Beim Menschen sind den Achselbogen bildende Bündel beschrieben, die sich dicht dem lateralen Pectoralisrande anschließen und eben sowohl dem einen wie dem anderen der beiden Muskeln zugerechnet werden dürfen. Sie belegen von Neuem den Zusammenhang derselben und illustrieren die Willkürlichkeit einer gewaltsamen Scheidung.

WOOD (55) bildet ein Muskelbündel ab, das, über der IX. Rippe entspringend, ein Stück weit parallel dem Latissimus dorsi, jedoch ohne sichtbaren Zusammenhang mit ihm zur Insertion der Sternalportion des Pectoralis verläuft. Ein ähnliches, abgetrenntes Bündel entspringt in der Höhe der VII. Rippe, dicht unterhalb des Pectoralis major. Es war separat an der Crista humeri inserirt.

FRITSCH (20) beschreibt und zeichnet ein 0,7 cm breites Bündel, das mit zwei, 3 cm von einander entfernten Fascikeln auf der Muskelfascie über der fünften Serratuszacke entsprang, in der Mitte zwischen Pectoralis und Latissimus dorsi.

ENDRES (19) sah einen 12 mm breiten »Ramus costalis« von der VII. Rippe entspringen und sich mit einem über dem Latissimus entspringenden Muskelbündel vereinigen.

TURNER (52) fand sogar eine Anzahl zerstreuter Bündel, welche von der den Serratus deckenden Fascie entsprangen und sich mit dem Achselbogen vereinigten; und PRINCETEAU beobachtete mehrmals in dem durch die dorsalen und pectoralen Muskeln begrenzten Raume dünn gesäte Muskelfasern, die die beiden Muskellagen vereinigten und in der Höhe der Basis der Achselhöhle eine eigentliche Muskeldecke bildeten, die deren tieferen Theil vom oberflächlichen abgrenzte. Der Zusammenhang dieser einzelnen Fasern wurde noch deutlicher durch das Verhalten der Fascie, die in acht Fällen, wo gleichzeitig Muskelbündel von dorsaler und pectoraler Herkunft existirten, sich nicht darauf beschränkte, die einzelnen Fasern zu decken, sondern »une nappe ininterrompue« zwischen ihnen bildete, so dass man hier deutlich die so inconstante Fascia axillaris superficialis sehen konnte.

In einem von GRUBER (23) abgebildeten und beschriebenen Falle endlich wurde diese ununterbrochene Schicht nicht bloß durch die, die einzelnen Bündel verbindende Fascie, sondern durch einen anomalen breiten Muskel gebildet, der »wie ein Diaphragma für die Achselhöhle«, die ganze Achselgrube bis auf eine schmale Spalte am Pectoralis major ausfüllte.

Ein anderer Befund TURNER's (53) setzt die Reihe der bisherigen um einen letzten Schritt weiter fort und erinnert an älteste Zustände des Hautmuskels. Er fand beiderseits an einer Leiche deutlich abgehobene, rothe Bündel, die von der oberflächlichen Pectoral-Aponeurose entsprangen. Die Fasern bogen um den lateralen, axillaren Rand des Pectoralis major und setzten sich gemeinsam mit einem überzähligen Zipfel des Latissimus (Achselbogen) fort.

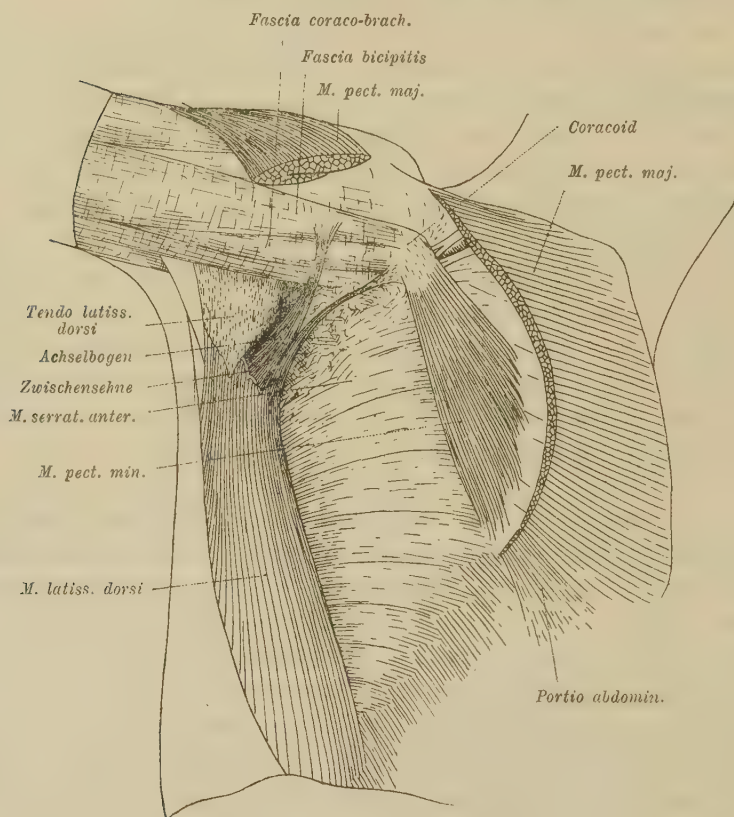
Alle bisher aufgeführten Muskelbündel stimmen mit solchen des Panniculus carnosus überein und lassen sich ohne Weiteres mit diesen identificiren. Dies ist auch der Fall für andere, die jedoch durch ihre Ursprungsweise den Rückbildungsprocess in der bisherigen, bei den Primaten beschriebenen Richtung weiter fortsetzen: der Achselbogen kann statt von der Fläche des Latissimus von dessen vorderem Rande oder demselben genähert entspringen (WILSON, FRITSCH u. A.). Einzelne Fasern verkürzen sich weiter und beginnen ihren kurzen Verlauf erst in der Axilla (TURNER). —

Fast allen Autoren sind Fälle bekannt, wo sich der Achselbogen durch eine deutliche Inscriptio tendinea am Latissimus anheftet und sich durch dieselbe scharf von ihm absetzt. Die Sehne kann außerordentlich schmal sein. In anderen Fällen ist sie etwas mehr flächenartig ausgebreitet. Die Trennung des Achselbogens vom Latissimus durch Zwischensehne muss geradezu als der häufigste Befund gelten (siehe Fig. 19, 21, 22, 25, 26). PRINCETEAU fand ihn unter 25 Fällen 14 mal. Es geschieht damit der erste Schritt zu einer sekundären, dichteren Verbindung des Muskels mit dem Latissimus, die diesen verlorenen Muskelfasern vielleicht eine beschränkte Funktionsmöglichkeit sichert. Es handelt sich also hier bereits nicht mehr um regressive, sondern um progressive Zustände: von solchen soll später nochmals die Rede sein.

Noch wechselnder als der Ursprung sind die Insertionsweisen des Achselbogenmuskels. Auch sie erklären sich zwanglos aus thierischen Zuständen. Eben so sind wir auch hier über das ursprünglichste Verhalten nicht im Ungewissen. Es wird dargestellt durch die engste Verbindung mit der Pectoralissehne entsprechend dem gemeinsamen Ausgangspunkt von Panniculus und Pectoralis; entsprechend auch dem Verhalten der Monotremen und mancher Primaten. Die Verbindung ist eine mehr oder weniger enge, tritt näher oder ferner der Knocheninsertion ein. Sie kann auch bloß durch einen Theil der Achselbogensehne übernommen werden, während der Rest neue Anheftungsstellen findet (ELSÄSSER). Auf Fig. 26 sieht man die platte, breite Endsehne eines oberflächlichen Muskeltheiles 5 cm von der Knocheninsertion entfernt mit dem Pectoralis verwachsen (auf der Figur durchgeschnitten und mit dem Pectoralis nach oben geklappt). Vollständig mit der Pectoralissehne verwachsen und einen Bestandtheil derselben bildend ist die Achselbogen-Sehne der Fig. 19 und 25. Der zarte, flach ausgebreitete, nur

wenige Millimeter dicke Muskel der Fig. 19 zieht, rasch sich verschmälernd, in leichtem, nach vorn konvexen Bogen gegen den Humerus, kreuzt Nerven und Gefäße sowie den M. coraco-brachialis und geht über dem kurzen Bicepskopfe in eine 5 mm breite Sehne über, die sich der Unterfläche der Pectoralissehne an ihrem medialen Rande anfügt. — Der starke, auf Fig. 25 abgebildete Muskel ent-

Fig. 21.



Menschliche Varietät (Darstellung wie Fig. 19). Muskulöser Achselbogen mit gespaltener Insertion.

wickelt an seiner den Gefäßen und Nerven aufliegenden Fläche eine in der Mitte seiner Längenausdehnung beginnende Sehne, die, 3 cm vom Knochen entfernt, die Sehne des Pectoralis und zwar seiner tiefen Portion erreicht.

An Stelle einer untrennbaren Verwachsung kann Selbständigkeit der Insertionssehne bei gemeinsamer oder benachbarter Insertions-

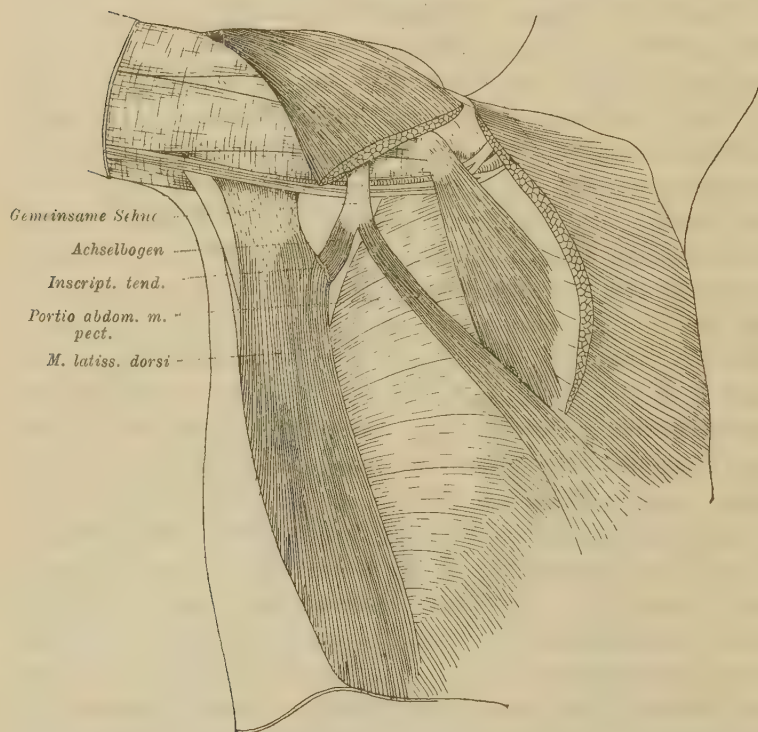
stelle treten. PRINCETEAU sah z. B. die dreieckige Sehnenlamelle des Achselbogens mit ihrem Rande sich der tiefen Lamelle der Pectoralissehne anschließen.

Hat schon bei Affen der Hautmuskel seine Sehne in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle von der des Pectoralis zurückgezogen und in der Fascie der Oberarmmuskeln enden lassen, so trifft das in eben so ausgedehntem Maße für den menschlichen Achselbogen zu, der sich an den verschiedensten Stellen, näher oder ferner seiner ursprünglichen Insertion an der Fascie befestigt. Er erreicht dieselbe z. B. über der Sehne des langen Bicepskopfes oder am Rande des Sulcus intertubercularis (LE DOUBLE, 35), am »unteren Rande des M. deltoideus« (FLESCH 19a), über dem kurzen Kopfe des Biceps (Fig. 21) oder über dem Coraco-brachialis. Dabei pflegt die meist breite, flache Sehne quer zum Arm sowie proximal und distalwärts weit auszustrahlen (Fig. 26). Nicht selten setzen sich die die Richtung des Muskels beibehaltenden Fasern mit der Fascie, dieselbe durch ihre Züge verstärkend bis zum Pectoralisansatz fort. ELSÄSSER beschreibt einen Fall, wo die Sehne in die Fascia coraco-brachialis übergeht, sich von da in Gestalt einer fibrösen Lamelle fortsetzt in die Sehne des Pectoralis an diejenige Stelle, wo diese im Begriffe steht, sich in zwei Blätter zu spalten, und FRITSCH betont bei dem von ihm beschriebenen Muskel, dass »ein Hinüberziehen des sehnigen Endes zur Pectoralissehne und Verwachsen mit dieser nicht bestand«.

Andere, nach proximalen Theilen der Extremität ausstrahlende Fasern erreichen, ganz wie die entsprechenden des Hautmuskels, die Fascie über dem Humeruskopf, die Gelenkkapsel, den Processus coracoideus (siehe Fig. 21). Solche Fasern bilden den von GRUBER und WOOD beschriebenen »Levator tendinis latissimi«. Derartige Insertionsmodi beschreiben (u. A.) LE DOUBLE, PERRIN, WOOD (dreimal: 106), MERKEL (40). LE DOUBLE giebt zu solchen Befunden folgende Erklärung: »L'insertion de l'arc axillaire à l'apophyse coracoïde n'est pas plus inexplicable que les autres. L'anatomie comparée démontre de la manière la plus péremptoire, que le petit pectoral est, au point de vue de l'embryogénique, une dépendance du grand pectoral. Il est logique, conséquemment, d'admettre, que l'arc axillaire peut avoir des rapports intimes avec un muscle qui dérive de celui sur lequel il se fixe habituellement; il est rationnel de croire, que les insertions antérieurs de l'arc axillaire peuvent varier comme celles du petit pectoral.« Wir können nur hinzufügen, dass die Verfolgung der Insertionsweisen des thierischen Panniculus diese Anschauung

weiter erklärt und stützt. Wir fanden die Hautmuskelsehne überall im engsten Anschluss an tiefe Pectoralisschichten, speciell an der sogenannten Portio abdominalis, die bei Primaten regelmäßig viel engere Beziehungen zum Pectoralis minor als zum major zeigt. Auch beim Menschen, wo sie letzterem zugerechnet zu werden pflegt, bildet sie an der Insertion stets eine tiefe Schicht. Mit der tiefen Schicht

Fig. 22.

M. pect. major

Menschliche Varietät (Darstellung wie Fig. 19). Muskulöser Achselbogen, gemeinsam mit der Portio abdominalis m. pect. majoris inserierend.

aber ist der Achselbogen fast ausnahmslos im Zusammenhang. Nichts erklärlicher, als dass er Insertionsstellen mit Theilen der tiefen Pectoralisschicht gemeinsam hat.

Noch in anderer Weise kann sich die enge Zusammengehörigkeit von Panniculus carnosus, respektive Achselbogen und Pectoralis äußern. Es kommt nicht zu selten vor, dass laterale (tiefe) Theile des Pectoralmuskels vom Ursprung an, sich vom Gros des Muskels

trennen und selbständige Wege gehen. Solche Bündel vereinigen sich häufig mit dem Achselbogen zu gemeinsamer Insertion. Nach dem Bisherigen kann dieser seltsam scheinende Befund nicht befremden. Im Gegentheil: es ist ein älterer Anspruch, der hier in seine Rechte tritt.

Das beste Beispiel solchen Verhaltens bildet Fig. 22: vom vorderen Rande des *M. latissimus dorsi*, etwa 4 cm von dessen Insertion entfernt, entspringt, durch eine 2 mm breite Zwischensehne abgegrenzt, ein Muskel von $1\frac{1}{2}$ cm Breite und einigen mm Dicke, der medial und aufwärts gerichtet nach einem Verlauf von 2 cm Länge sehnig wird. Er vereinigt seine Sehne mit derjenigen einer selbständigen, tiefen, von der siebenten Rippe entspringenden Muskelzacke des *Pectoralis major* und verläuft gemeinsam mit dieser zur tiefen Lamelle der *Pectoralissehne*, deren medialen Rand bildend, etwa 7 cm von deren Anheftungsstelle am Knochen entfernt.

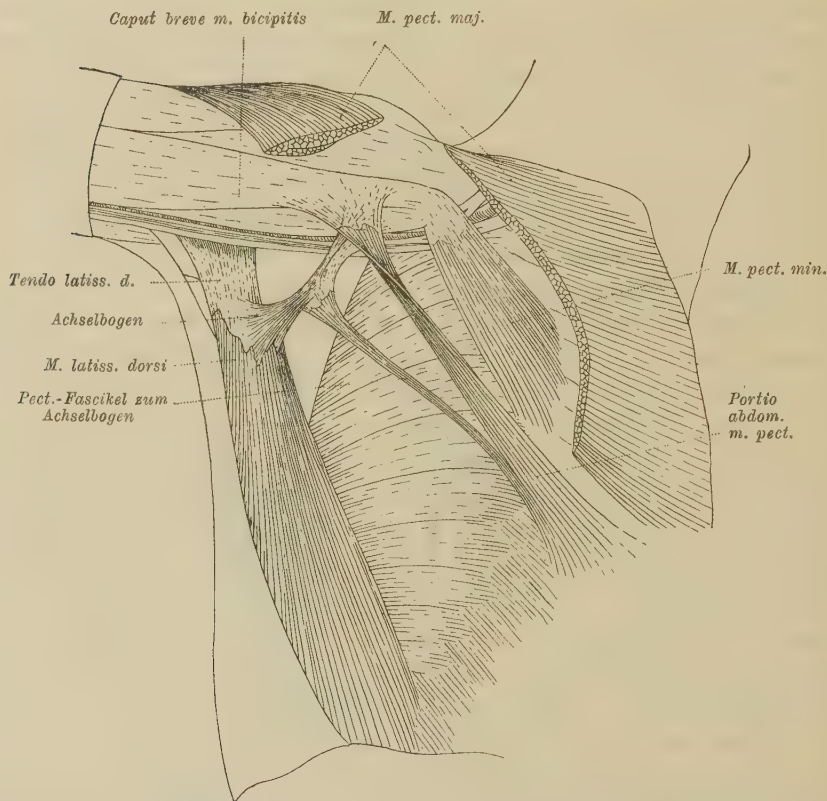
Ganz ähnlich beschreiben die Engländer als »epigastric slips« Muskelbündel, die von unteren Brustabschnitten entspringend selbständig am Arme enden oder sich mit dem Achselbogen zu gemeinsamer Insertion vereinigen. PERRIN z. B. sah ein solches von der fünften und sechsten, ein anderes von der siebenten Rippe entspringen, schräg aus- und aufwärts verlaufen, die Achselhöhle überkreuzen und sich einander nähern. Das untere gab ein kleines Bündel an das obere ab, worauf sie sich, kurz vor ihrem distalen Ende vereinigten; kurz darauf wurden sie von einem ungewöhnlich breiten muskulösen Zipfel vom *Latissimus dorsi* her erreicht. Der ganze, so zusammengesetzte Muskel endete mit schmaler Sehne an der *Crista tuberculi majoris* im Anschluss an die hintere Fläche der *Pectoralissehne*. — Einen analogen Fall beschreibt ELSÄSSER (18).

Einen mit den vorhergehenden verwandten Befund bringt Fig. 23 zur Anschauung: die abdominale Portion des *Pectoralis* ist in ungewöhnlich hohem Maße selbständig; sie schiebt sich wie gewohnt unter die sternale, erreicht aber die gemeinsame Endsehne nicht, sondern geht über dem *M. coraco-brachialis* in ein flaches Sehnenblatt über, dessen Fasern sich proximal- und distalwärts in der Fascie des kurzen *Bicepskopfes* vertheilen.

Von dieser abdominalen Portion löst sich nahe am Ursprung ein dünnes, 3—4 mm breites Muskelbündel ab, das seitlich abweicht und zur Achselhöhle zieht. Dasselbst inserirt ein Theil der Fasern an einem, von der *Latissimussehne* entspringenden, fast ganz sehnigen Achselbogen; der Rest biegt in die Richtung dieses Stranges um

und gelangt mit ihm über Nerven und Gefäße der Axilla hinweg zur Insertion am Arme im Anschluss an die Unterfläche der Sehne der abdominalen Portion. Hier dient also der eine, sehnig gewordene Theil des Achselbogens einzelnen Fasern des ihm ursprünglich parallel laufenden anderen Bündels zur Befestigung.

Fig. 23.

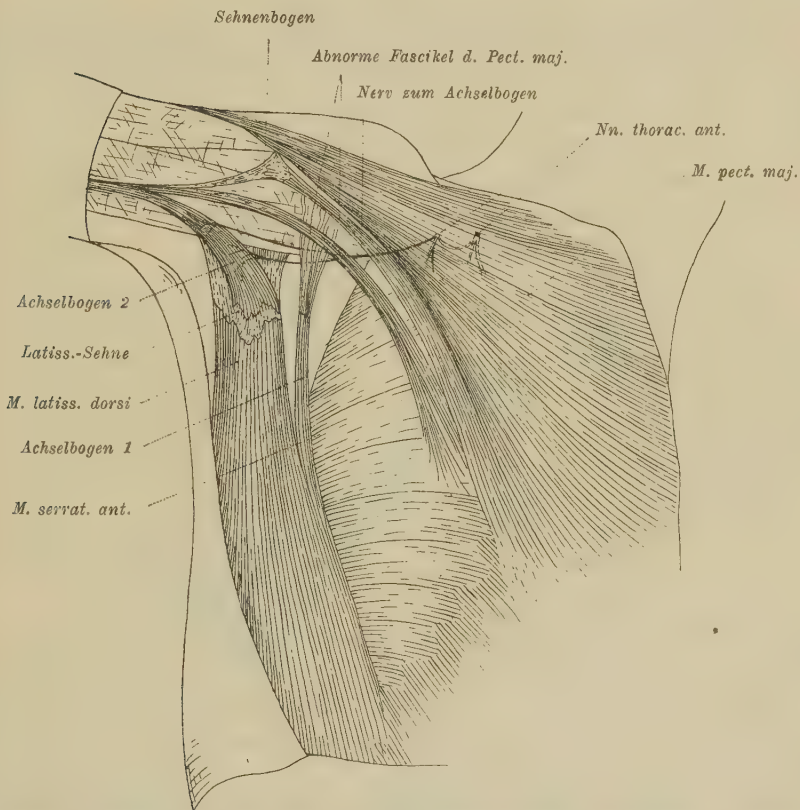


Menschliche Varietät (Darstellung wie Fig. 19). Muskulös-sehniger Achselbogen; abgetrennte Portio abdominalis des M. pectoralis major.

Am weitesten von der Norm weichen die Verhältnisse auf Fig. 24 ab: Die an die sternale Portion des Pectoralis seitlich anschließenden Fasern der abdominalen, hier sehr schwach entwickelten Portion, erreichen die gemeinsame Endsehne des Brustmuskels nicht. Vielmehr inseriren sie getrennt von dieser an der Fascie des Coracobrachialis und gehen in einen Sehnenbogen über, der vom Pectoralis über Coracobrachialis und Biceps hinwegziehend, eine Verstärkung

der Fascie darstellt. Neben der abdominalen Portion, weiter cranialwärts verschoben, entspringen über der vierten Serratuszacke weitere Muskelfasern, die in selbständigem Verlauf als schlankes Bündel den beschriebenen Sehnenbogen erreichen und sich mit dessen distalem Schenkel vereinigen. In eben denselben setzt sich als

Fig. 24.



Menschliche Varietät (Darstellung wie Fig. 19). Doppelter, muskulöser Achselbogen, das eine Bündel mit abnormen Pectoralisfasern gemeinsam inserierend. Innervation des Achselbogens.

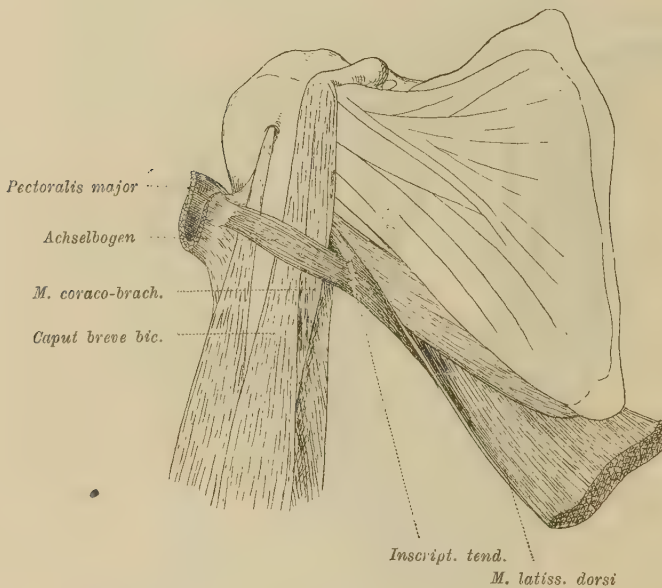
dritte Komponente der Achselbogen fort. Der dornförmige, von der Latissimussehne entspringende, hier wohl 3 cm breite Muskel, ist nicht medialwärts gerichtet, sondern verläuft mit dem beschriebenen Sehnenstreifen am Arme herab nach dem Epicondylus medialis. Dieser Sehnenstreif wird als abnorme Pectoralisinsertion hier und da beobachtet. BARDELEBEN (2) sah ihn 1879 und führt ihn unter den Muskelninsertionen der Oberarmfascie auf. Wir haben also

hier das beachtenswerthe Verhalten vor uns, dass der Achselbogen, dessen enge Zugehörigkeit zum Pectoralis genugsam dargelegt sein dürfte, sogar eine immerhin seltene Insertionsvariante dieses Muskels mitmacht, auch hier in engster Verbindung mit dessen lateralsten Bestandtheilen.

Auf ein zweites Achselbogenbündel desselben Präparates wurde bereits hingewiesen.

Nicht alle Variationen des menschlichen Achselbogens können als bloße Überbleibsel des thierischen Panniculus nachgewiesen

Fig. 25.



Menschliche Varietät: muskulöser Achselbogen; typischer Verlauf, ungewöhnliche Stärke.

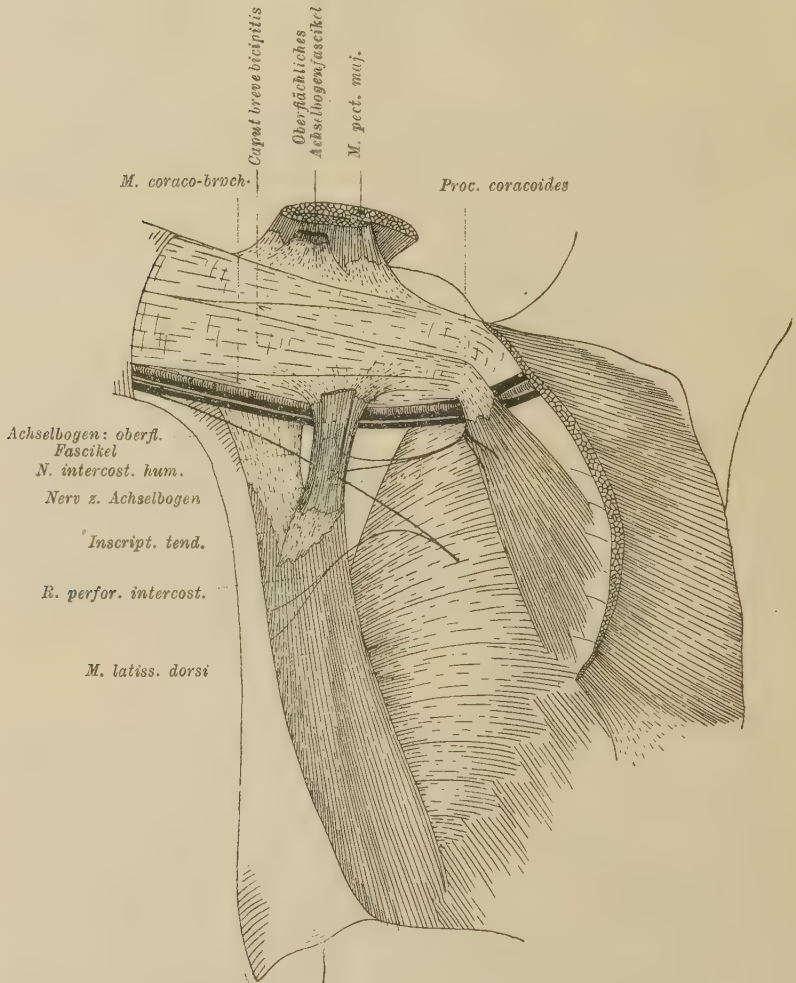
werden. Es giebt Fälle, die durch die bisherige Darstellung allein nicht zu erklären sind. Der z. B. in Fig. 25 dargestellte Achselbogen ist ein Muskel, der bei einer Länge von nur 6 cm fast 2 cm breit und 1 cm dick ist. Solche Exemplare finden sich in der Litteratur mehrfach verzeichnet. Ein so mächtiger Muskel kann unmöglich das Überbleibsel eines anderen sein, den wir stets, selbst bei den größten der untersuchten Thiere, als dünne, schmale Muskel-lamelle kennen lernten. — Auf Fig. 26 bildet der ebenfalls außerordentlich starke Muskel die direkte Fortsetzung eines großen Theiles von Latissimusfasern. Der vorderste Abschnitt des Latissimus ist

durch seinen Verlauf funktionell durchaus auf den ihn fortsetzenden Achselbogen angewiesen. Andeutungsweise findet sich dasselbe Verhalten auf Fig. 22 und 23. Nun ist aber bei Primaten z. B. der Latissimus dorsi für den Hautmuskel nichts weiter als die Unterlage, auf der sich jener ausbreitet, funktionell wie anatomisch von ihm ganz unabhängig. — Hier wie dort sind neue Faktoren hinzugetreten: An Stelle der regressiven findet sich eine progressive Metamorphose. Es kann somit schlechterdings nicht mehr von einem bloßen Überbleibsel die Rede sein, sondern die Verwandtschaft der beiden Gebilde beschränkt sich auf eine Homologie des Wesens derselben, die durch progressive Veränderungen mehr und mehr verwischt wurde. Den ersten Schritt zu dieser Umgestaltung bedeutet die Verbindung beider Muskeln durch eine Zwischensehne. Wir sprachen bereits die Vermuthung aus, dass sich der funktionslose, einer fortschreitenden Reduktion verfallene Hautmuskel hierdurch einen Rest von Aktionsmöglichkeit sicherte; mit der Festigung der neuen Verbindung wurde eine solche vermehrt. Nur so können wir uns erklären, dass sich ein aus wenigen Fasern bestehendes Bündel zu einem Muskel von der Stärke eines Scalenus entwickeln und den Latissimustheil, von dem er entspringt, von sich abhängig machen konnte. Auf diese Weise müssen die Zustände entstanden sein, bei denen der Latissimus durch Vermittelung des Achselbogens einen neuen Angriffspunkt an der vorderen, äußeren Seite des Armes gewonnen hat.

Zur Sicherung der bisherigen Resultate wenden wir uns schließlich zur Frage nach der Innervation des Achselbogenmuskels. Ich hatte Gelegenheit, dieselbe an zwei unversehrten Objekten festzustellen. Beide Mal entstammte der Nerv dem unteren (caudalen) der beiden Nn. thoracici anteriores (Fig. 24, 26). Dieser ließ sich in einem Falle auf den siebenten Cervicalnerven zurück verfolgen. Das den Achselboggennerv abgebende Stämmchen versorgte außerdem den Pectoralis minor und mit einem kleineren Aste laterale Theile des Pectoralis major. Der Achselboggennerv selbst löst sich dicht am Plexusursprung des N. thoracicus vom Stämmchen ab, liegt ganz in der Tiefe der Achselhöhle, der Vena axillaris benachbart und betritt den Muskel an seiner inneren Fläche, dem medialen Rande nicht fern; in beiden Fällen geschah dies mit zwei schon ziemlich früh getrennten Zweigen. Im Falle der Fig. 26 wurde der Muskel vom N. intercosto-humeralis derart durchsetzt, dass dadurch von seiner äußeren Fläche ein

Muskelbündel abgetrennt wurde; dasselbe, das auch vom Rest des Muskels geschieden zur Insertion gelangte. Der Intercosto-humeralis gab dem Muskel keinerlei Äste ab.

Fig. 26.



Menschliche Varietät: Achselbogen mit versorgendem Nerven. (Darstellung wie Fig. 19.)

Dieselbe Innervation durch Rami thoracici anteriores wurde durch VON BARDELEBEN, BIRMINGHAM, CUNNINGHAM, BROCKS, WILSON, LE DOUBLE, PRINCETEAU in einer großen Zahl von Fällen nachgewiesen. Der Nerv entsprang entweder dem caudaleren Stämmchen allein, oder von der das obere und untere verbindenden Ansa, oder auch

vom medialen Plexusstrang gesondert, dem N. thoracicus anterior benachbart. PRINCETEAU fand bei seinen 25 Fällen folgende Ursprungsarten des Achselbogensnerven:

Siebenmal löste sich derselbe ab »de la partie la plus élevée du plexus brachial et du tronc qui est le plus profond et le plus interne tout à la fois«.

Siebenmal von der Ansa der beiden Nn. thoracici vor der Arterie.

Fünfmals war er geliefert vom unteren N. thoracicus, dem sich ein Faden vom inneren Plexusstrang beigesellte.

Dreimal entstand er durch Vermittelung einer Ansa, gebildet aus einem Zweig vom inneren Plexusstrang mit einem Intercostal-nervenast.

Dreimal will PRINCETEAU den Muskel durch den N. intercosto-humeralis ohne Verbindung mit anderen Nerven versorgt gesehen haben.

Vereinzelt bestanden Verbindungen mit dem N. cutaneus brachii medialis, mehrmals mit dem N. intercosto-humeralis. Öfters durchsetzte dieser Nerv den Muskel ohne ihn zu versorgen. Dasselbe sahen LE DOUBLE und TESTUT. Äste dorsaler Plexusnerven (subscapularis) sind in der mir bekannten Litteratur nicht beschrieben. PRINCETEAU hat für die direkt in den M. latissimus überfließenden Muskelfasern eifrig, vielleicht allzusehr voreingenommen, nach solchen Ästen umsonst gesucht.

Die Ergebnisse lassen sich demnach dahin zusammenfassen, dass in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle Äste aus dem Plexus brachialis, selbständig oder häufiger vereint mit vorderen Thorakalnerven entspringend die Innervation des Achselbogens übernehmen. Diesem Resultat stehen meines Wissens vier Fälle (PRINCETEAU, WILSON) gegenüber, wo der Intercosto-humeralis den Muskel versorgt haben soll. BIRMINGHAM fand in diesem Nerven bei Reizung niemals motorische Fasern. Uns halten außerdem vergleichend anatomische Gründe vor dieser Annahme zurück. Bei der erheblichen Schwierigkeit der Präparation des kleinen, langen Nervenfadens einerseits und der Häufigkeit der Anastomosen mit dem Intercosto-humeralis, sowie Fällen, wo dieser Nerv den Muskel bloß durchsetzte, andererseits kann man der Versuchung schwer widerstehen, Unvollkommenheiten der Präparation für diese Befunde verantwortlich zu machen. Sonst bleibt uns nur übrig, eine seltene, uns vorläufig unerklärliche Variation anzunehmen. Aus der dominirenden Menge der Beobach-

tungen ziehen wir deshalb den Schluss, dass auch die Übereinstimmung in der Nervenversorgung die Homologie des Achselbogens mit dem Rumpfhautmuskel der Säugethiere bestätigt.

Damit sind wir am Schlusse unserer Darlegungen angelangt. Unsere Absicht war, die alte TURNER'sche Ansicht von der Homologie des Achselbogens mit dem Panniculus carnosus der Mammalier von Neuem zu prüfen und mit Beweismitteln zu belegen. Wir sind dabei zu der Überzeugung gekommen, dass sowohl der typische Achselbogen als auch seine zahlreichen Varianten von der Hautmuskulatur des Stammes abgeleitet werden können. An dem hier zusammengestellten Material hätten nun andere Theorien das ihre zu messen. Wir kommen nur kurz auf dieselben zurück:

Die alten Ansichten, als sei der Achselbogen ein unvollständig entwickelter *M. dorso-epitrochlearis* oder das Homologon des *Pectoralis IV*, die von neueren Autoren nicht mehr aufgenommen wurden, betrachten wir als durch BIRMINGHAM's Kritik abgethan. Es bleibt die Ansicht HUMPHRY's, dass die Achselbogenbündel das Resultat einer unvollständigen Trennung von *Pectoralis* und *Latissimus dorsi* seien. Mit Recht macht BIRMINGHAM hiergegen geltend, dass in der großen Mehrzahl der Fälle die verbindenden Züge nicht vom Rande des einen Theils zu dem des anderen verlaufen, sondern den *Latissimus dorsi* schräg kreuzen, indem sie von seiner Fläche entspringen. Weiter argumentirt er: Wenn der Achselbogen aus unvollkommener Trennung zweier Muskeln stammte, so müsste er am Charakter beider theilnehmen und demnach doppelte Nervenversorgung aufweisen. Auch BIRMINGHAM hat aber umsonst nach Zweigen vom *N. subscapularis* sorgfältig geforscht.

Damit sind unsere Bedenken nicht erschöpft: Dass, wo Muskeln sekundär verschmelzen, sie noch lange Zeit durch *Inscriptiones tendineae* von einander abgesetzt bleiben, ist eine wohlbekannte Thatsache. Dass aber auch eine Abspaltung von Fasern hierzu führen könnte, ist unseres Wissens ohne Analogie. Aber abgesehen hiervon: Zweifellos finden sich bei niederen Wirbelthieren Zustände, wo *Pectoralis* und *Latissimus dorsi* eine einheitliche, dorso-ventrale Muskelplatte bilden. Die Scheidung derselben in eine dorsale und eine ventrale Komponente ist jedoch eine so uralte und durch so gewichtige Faktoren (Entwicklung der Extremität, Durchtreten von großen Nerven- und Gefäßstämmen) bedingte, dass sie für menschliche Formen als vollendet gelten und kaum mehr in Betracht kommen

dürfte. Es wäre durchaus räthselhaft und ist als höchst unwahrscheinlich zurückzuweisen, dass ein bei Monotremen, Marsupialiern und Primaten nirgends angedeuteter Zustand plötzlich beim Menschen in so zahlreichen Fällen wieder auftreten sollte.

Zusammenfassung.

- 1) Die Hautmuskulatur des Stammes verfällt in aufsteigender Säugethierreihe einer stufenweise fortschreitenden Reduktion.
- 2) Bei Primaten ist die Rumpfhautmuskulatur im Wesentlichen auf die vom Humerus ausgehende Portion beschränkt.
- 3) Die humerale Panniculaportion bildet sich ihrerseits innerhalb der Primaten zurück; und zwar geschieht dies im Allgemeinen in folgender Reihenfolge:
 - a. lumbosacrale Theile,
 - b. mittlere Rumpfreion,
 - c. inguinaler Rest.
- 4) Der menschliche Achselbogenmuskel entspricht dem cranialen Panniculusteile.
- 5) Die Variationen des typischen Achselbogens erklären sich durch:
 - a. Variationen des Panniculus carnosus,
 - b. Erhaltenbleiben anderer als der gewöhnlichen Panniculustheile,
 - c. die engen Beziehungen zwischen Panniculus carnosus und *M. pectoralis*; oder sie sind bedingt
 - d. durch progressive Veränderungen des Panniculusrudimentes.
- 6) Die Homologie von Achselbogen und Panniculus carnosus wird durch die Innervation bestätigt: beide werden versorgt durch Äste der *Nn. thoracici anteriores*.

Die Anregung zu vorstehender Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. RUGE, der mir auch das reiche und werthvolle thierische Material gütigst zur Verfügung stellte. Dasselbe stammt aus dem Rotterdamer Thiergarten. Der Direktor desselben, Herr BÜTTIKOFER, hat das anatomische Laboratorium Zürich dadurch reichlich mit Objekten für wissenschaftliche Untersuchungen ausgestattet.

Litteraturverzeichnis.

- 1) ALEZAIS, Tribune medicale. Nov. 1881.
- 2) BARDELEBEN, Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XV. N. F. VIII. 1881.
- 3) — Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1896.
- 4) BEAUNIS et BONCHARD, Anat. descript. 3^e édit. pag. 208.
- 5) BÉRARD, Traité d'Anat. topogr. méd. chirurgicale. 2^e édit. Paris 1857.
- 6) BIRMINGHAM, Journal of anat. and physiology. Bd. XXIII. 1889.
- 7) BISCHOFF, v., L. W., Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus. Abhandlungen der königl. bayr. Akademie der Wissenschaften. II. Kl. Bd. X. III. Abth. 1870.
- 8) — Beiträge zur Anatomie des Gorilla. loc. cit. Bd. XIII. III. Abth.
- 9) BURDACH, E., Berichte der königl. anat. Anstalt zu Königsberg. 9. Bericht. Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Affen. 1838.
- 10) CALORI, Mem. delle Acad. delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Ser. II. Bd. VI und VII.
- 11) CHAMPNEYS, Journal of anat. and physiol. Bd. VI. pag. 177.
- 12) CHUDZINSKI, TH., Variations musculaires dans les races humaines. Mém. de la soc. d'Anthrop. de Paris. T. II (3^e serie). 2. fasc. pag. 175. 1898.
- 13) CUNNINGHAM, Journal of anat. and physiol. Bd. XXV. pag. 34.
- 14) — Transactions of the royal acad. of medicine in Ireland. Bd. VII. 1889. pag. 383.
- 15) DENIKER, J., Recherches anat. et embryol. sur les singes anthropoides. Poitiers 1886.
- 16) DUVERNOY, Des caractères anatomiques des grands singes pseudoanthropomorphes. II. 2. Theil.
- 17) EISLER, P., Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle 1890. pag. 42.
- 18) ELSÄSSER, Die Anatomie der Achselgegend des Menschen. Dissertation. Tübingen 1862.
- 19) ENDRES, H., Über ein Zwischenmuskelbündel im Gebiete des Pectoralis major s. latiss. dorsi. Anatom. Anzeiger. VIII. Jg. 1893. pag. 387.
- 19a) FLESCHE, Variet. Beobachtungen aus dem Präparirsaal zu Würzburg. Dissertation. 1876. pag. 7.
- 20) FRITSCH, REICHERT und DUBOIS-REYMOND's Archiv. 1869. pag. 367.
- 21) GALTON, Transactions Linn. Vol. XXI.
- 22) GRUBER, Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. 1857. No. 4. pag. 3.
- 23) — Neue Anomalien als Beiträge der phys. Chirurg. und path. Anat. Berlin 1844. pag. 31. Taf. VI.
- 24) HENLE, Anatomie des Menschen. Muskellehre. pag. 30.
- 25) HEPPURN, D., Comparative anat. of the muscles and nerves of the superior and inf. extremities of the anthrop. apes. Journal of anat. and physiol. Bd. XXVI.

- 26) HYRTL, Handbuch der topographischen Anatomie. Bd. II. pag. 379.
- 27) ——— Abhandlung über die Anatomie des Menschen.
- 28) HUMPHRY, Observations in Myology. pag. 130.
- 29) KELCH, Beiträge zur pathologischen Anatomie. Berlin 1813. pag. 34—35.
- 30) KOHLBRUGGE, J. H. F., Muskeln und periphere Nerven der Primaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Amsterdam J. Müller. 1897.
- 31) ——— Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. T. I. pag. 227.
- 32) KÖLLIKER, Varietäten-Beobachtungen etc. Würzburg 1879.
- 33) KRAUSE, Anatomische Varietäten. pag. 98. Bd. III. 1880.
- 34) LANGER, Über die Achselbinde und ihr Verhältnis zum Latissimus dorsi. Österr. med. Wochenschrift. 1846. Nr. 15, 16.
- 35) LE DOUBLE, Traité des Variations du Système Musculaire de l'homme et de leur signification au point de vue de l'anthropologie-zoologique. Tome I. pag. 177. Paris 1897.
- 36) LUSCHKA, Die Anatomie des Menschen. Tübingen 1863. pag. 180.
- 37) MACALISTER, Trans. Royal Irish Academy. 1872.
- 38) MALGAIGNE, Anat. chirurg. 1838. pag. 410.
- 39) MECKEL, Handbuch der Anatomie des Menschen. 1816. Bd. II. pag. 402.
- 40) MERKEL, HENLE und PFEUFFER's Zeitschrift (Ration. Medic.). Bd. XXIX. pag. 158.
- 41) NUSSBAUM, Muskel und Nerv. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. Straßburg 1894.
- 42) PARSON, F. G., The muscles of mammals with special relation to human myology. Journ. of anat. and physiol. Vol. XXXII. pag. 428 ff.
- 43) PATERSON, Journal of anat. and physiol. Vol. XXI. 1887.
- 44) PERRIN, Journal of anat. and physiol. Vol. V. pag. 233. 1873.
- 45) PRIMROSE, The anat. of the orang-utang. Trans. of the Canadian Institute. Vol. VI. 1899. pag. 507.
- 45 a) PRINCETEAU, Soc. de biologie 21. Mai 1892.
- 46) RAMSAY, Edinbourg. med. journ. Vol. VIII. 1812. pag. 281.
- 47) ROSENMÜLLER, De nonnullis muscul. variet. Dissertatio.
- 48) RÜDINGER, Über die Muskeln der vorderen Extremität. Haarlem 1870 (Taf. XII Fig. 34).
- 49) RUGE, G., Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparat. Jenaische Denkschriften. V. pag. 77 ff.
- 50) STRUTHERS, Anat. and phys. observ. Edinburgh 1854.
- 51) TESTUT, Les Anomalie musculaires. 1884. § VI. pag. 110.
- 52) TILLAUX, Anat. chirurg. pag. 410.
- 53) TURNER, Journal of anat. and phys. Vol. I. 1867. pag. 252.
- 54) WILSON, Journal of anat. and phys. Vol. XXII. 1888.
- 55) WOOD, Proc. of Roy. Soc. of London. Bd. XIV. pag. 381 und 388; Bd. XVI. pag. 494.
- 56) YOUNG, Journ. of anat. and phys. Vol. XIV. pag. 169.

Beiträge zur Kenntniss der Dermatomye der menschlichen Rumpfhaut.

Von

Doc. Dr. Otto Grosser,

Assistent am ersten anatomischen Institut
in Wien.

Dr. Alfred Fröhlich,

Assistent am Laboratorium für experimentelle
Pathologie des Prof. v. Basch in Wien.

(Aus dem ersten anatomischen Institut in Wien.)

Mit 14 Figuren im Text.

Eine heute von klinischer Seite vielfach studirte Frage ist die der »Projektion« der einzelnen Hautgebiete ins Rückenmark. Der Anstoß zu ihrem Studium ging hauptsächlich von zwei Erscheinungen aus: von der Begrenzung des Sensibilitätsdefektes bei Verletzungen des Rückenmarkes und von der Vertheilung gewisser Hauterkrankungen, die zum Nervensystem in Beziehung gebracht werden konnten, in erster Linie von der Anordnung des Herpes zoster.

Es ist nun klar, dass bei der Aufsuchung anatomischer Beziehungen zwischen den einzelnen Hautgebieten und den mit ihnen verknüpften Rückenmarksabschnitten von denjenigen Körperregionen ausgegangen werden muss, in welchen auf Grund aller anderen anatomischen Erfahrungen die einfachsten Verhältnisse vorausgesetzt werden dürfen, also von der Thoraxregion; mit dieser soll sich vorliegender Aufsatz hauptsächlich beschäftigen.

Die Prüfung des Sensibilitätsausfalles bei den verschiedenen Arten der Leitungsunterbrechung im Rückenmarke ergab, dass bei Unterbrechungen im Thorakalmarke die Grenze zwischen den empfindenden und den empfindungslosen Hautpartien horizontal, senkrecht zur Körperachse, um den Thorax (resp. mit geringer, später zu besprechender Abweichung, um das Abdomen) herum verläuft; aus einer

Anzahl von Rückenmarksverletzungen in verschiedenen genau bestimmten Höhen konstruierten THORBURN [93], KOCHER [96] und Andere die den einzelnen thorakalen Rückenmarksabschnitten zukommenden Hautzonen in Form von gürtelförmig um den Thorax verlaufenden Bändern. Diese Bänder liegen im oberen Thoraxbereiche horizontal, weiter unten und im Abdominalgebiete steigen sie nach vorn ab. Eine ähnliche Anordnung des Empfindungsausfalles wurde auch von SHERRINGTON [93] am Affen bei Durchtrennung hinterer Thorakalnervenwurzeln gefunden. Was den Herpes zoster betrifft, so wurde anfänglich behauptet, dass die Anordnung seiner Bläschen dem Verlaufe der peripheren Nerven entspreche; später aber, und wie man glaubte, im Gegensatz zu dieser Annahme, wurde festgestellt, dass derselbe im Bereiche des Thorax in der Regel gleichfalls in horizontalen (resp. absteigenden) Bändern auftritt, welche mit den bei Rückenmarksläsionen gefundenen Zonen annähernd übereinfließen (HEAD [98], BLASCHKO [98]).

Bei genauer Untersuchung der Sensibilitätsgrenzen erhält man übrigens mindestens in manchen Fällen keine rein gerade verlaufenden Linien. EICHHORST [88] hat auf Grund von ausgewählten möglichst reinen Querschnittsläsionen des Rückenmarkes die Behauptung aufgestellt, dass die Sensibilitätsgrenze auf ihrem gürtelförmigen Verlaufe um den Thorax drei kopfwärts gerichtete Erhebungen zeige, die hinten an der Wirbelsäule, dann lateral von der durch den Angulus scapulae gezogenen Vertikalen (Gebiet der hinteren Äste der Rami perforantes laterales) und im Bereiche des Sternum¹ liegen; er bezeichnet sie als Vertebral-, Scapular- und Mamillarelevationen der Anästhesiegrenze. Allerdings will WICHMANN [00] diesen Befund nicht allgemein gelten lassen, sondern aus ungenauer Beobachtung erklären — höchst wahrscheinlich, wie der anatomische Befund ergibt, mit Unrecht.

Auch das von HEAD und CAMPBELL [00] auf pag. 484 wiedergegebene Bild (Fig. 15) zeigt deutlich etwa an der Grenze der Hautgebiete der Rami laterales und posteriores eine kopfwärts gerichtete Ausbuchtung der Sensibilitätsgrenzen.

Die genauere Feststellung der Herpeszonen ergab, dass dieselben im Thoraxbereiche gleichfalls sehr häufig von der dorsalen Mittellinie aus zunächst etwas absteigen (BLASCHKO, 98), also gleichfalls eine Vertebralevation im Sinne EICHHORST's besitzen; auch an der vor-

¹ Entweder in der Mittellinie oder zu beiden Seiten derselben.

hin genannten Grenze zwischen Ramus lateralis und posterior ist sehr häufig eine cranial gerichtete Verschiebung oder Ausbuchtung der Zone, entsprechend EICHHORST's Scapularelevation, zu sehen (vgl. z. B. HEAD und CAMPBELL [00], Fig. 2, 5, 9, 11). Im HEAD'schen Schema kommt sowohl die erste als die zweite Elevation zum Ausdruck, letztere besonders an den Zonen des fünften, siebenten und neunten Thoracalis. Und auch die EICHHORST'sche Mamillarelevation kehrt am HEAD'schen Schema wieder, wenn auch nicht gleichmäßig an allen Zonen; sie hat hier ihren Höhepunkt in der Mittellinie, nur im vierten Dorsalisbereiche seitlich von derselben.

Diese im Ganzen aber doch annähernd horizontalen Bänder schneiden naturgemäß die schief verlaufenden Rippen und damit auch den Verlauf der Intercostalnerven; sie ziehen über mehrere (drei oder selbst vier) Intercostalräume hinweg und geben damit ein sehr auffallendes Bild. Dasselbe hat längst die Aufmerksamkeit der Kliniker auf sich gelenkt; man erblickte in diesen horizontalen Zonen, wie ja selbstverständlich, den Ausdruck der sensiblen (resp. trophischen) Versorgung der Thoraxhaut durch die einzelnen hinteren Wurzeln resp. Rückenmarkssegmente und bezeichnete sie als Dermatomen (oder Dermatome) oder als Hautgebiete der einzelnen Rückenmarkswurzeln (Rhizomen), resp. Rückenmarkssegmente (Myelomenen). Gleichzeitig brachten die meisten Neurologen¹ diese Zonen in Gegensatz zu den von den einzelnen Spinalnervenstämmen versorgten Hautgebieten, von denen man annahm, dass sie, entsprechend diesen Stämmen, einen gleichfalls schief am Thorax nach vorn absteigenden Verlauf haben müssten (vgl. das folgende Citat aus WICHMANN). Der horizontale Verlauf einer klinisch feststellbaren Zone galt geradezu als sicherer Beweis für den centralen Sitz (hintere Wurzel oder Rückenmark) der auslösenden Ursache und als anatomisch vorläufig unerklärlich; es war wohl hauptsächlich der Gedanke an die Schwierigkeiten bei der Bestimmung der Dermatome im Bereiche der Extremitäten, also der großen Plexusbildungen, der hier von anatomischen Untersuchungen abschreckte. BRISSAUD [99], der übrigens die Centren für solche horizontale Zonen ins Rückenmark verlegt, sagt geradezu, die auf die Körperachse senkrechte Grenzlinie »n'a rien que puissent faire

¹ Nur HEAD und CAMPBELL [00] und vielleicht auch ROSS [88] scheinen anzunehmen, dass mindestens der horizontale Verlauf der Zonen aus der peripheren anatomischen Verzweigung der Nerven zu erklären sei. EICHHORST [88] äußert sich hierüber sehr reserviert.

prévoir les dispositions anatomiques sous-jacentes«; BLASCHKO [98] äußert sich ähnlich: »Aus der anatomischen Zergliederung der Nerven war bei der häufigen Anastomosen- und Plexusbildung vollends kein Aufschluss zu gewinnen, und so war man auf gelegentliche klinische Befunde angewiesen.« WICHMANN [90] schreibt darüber pag. 209 und 210: »Man war früher der Ansicht gewesen, dass die einzelnen Thorakalsegmente den einzelnen Thorakalnerven genau entsprachen. Nun hat sich herausgestellt, dass der Verlauf der Segmentzonen doch ein anderer ist als der der zugehörigen Thorakalnerven. Die Segmentzonen verlaufen ziemlich horizontal, kreuzen also die Rippen, die mit ihren Intercostalnerven schräg von oben hinten nach unten vorn verlaufen. . . . Der abweichende Verlauf der Segmentzonen und der Intercostalnervengebiete erklärt sich durch das Übereinandergreifen der Segmentwurzeln, wie es schon im Rückenmark angebahnt wird. Aber auch Ansabildung kommt an den Wurzeln der Intercostalnerven vor, vielleicht öfter als man bisher gewohnt war, zu glauben. Die Angabe der Lehrbücher, nur zwischen der I. und II. Thor., sowie zwischen XII. Thor.- und 1. Lumb.-Wurzel finde eine Ansabildung statt, bedarf wohl der Berichtigung. Erst an dritter Stelle schließlich kommt noch bei den Thorakalnerven in Betracht, dass auch peripher am Rumpf Anastomosen existiren zwischen den einzelnen Intercostalnerven, wie von MERTENS nachgewiesen wurde.«

Dem wäre vor Allem entgegenzuhalten, dass so ausgedehnte Plexusbildungen, wie sie von WICHMANN postuliert werden, anatomischerseits unmöglich bisher hätten übersehen werden können. Nur ein ganz regelmäßig zwischen den einzelnen Intercostalnerven erfolgender Faseraustausch könnte eine konstante Verschiedenheit zwischen dem Verlaufe der Nerven und ihrer Hautzone erklären; thatsächlich sind aber Anastomosen zwischen Intercostalnerven die Ausnahme und, wenn sie vorkommen, ganz unregelmäßig vertheilt. Obendrein kommen hierfür überhaupt nur die ventralen Äste der Spinalnerven in Betracht; Plexus dorsaler Äste sind am Rumpfe noch niemals beobachtet worden.

Bei RÜDINGER [61] (Taf. XXVIII) findet sich allerdings eine Reihe von Verbindungsästen (sechs an der Zahl) zwischen verschiedenen Intercostalnerven, dieselben weisen aber, wie die nähere Betrachtung sofort ergibt, keinerlei Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung auf. Bei TOLDT [01] (Fig. 1213) fehlen sie überhaupt, eben so bei HENLE [79]. Dieser sagt überdies ausdrücklich auf pag. 560: »Für eine seltenere Varietät muss ich die von BOCK und RÜDINGER abgebildeten und in den meisten Handbüchern erwähnten Äste halten, durch welche sich

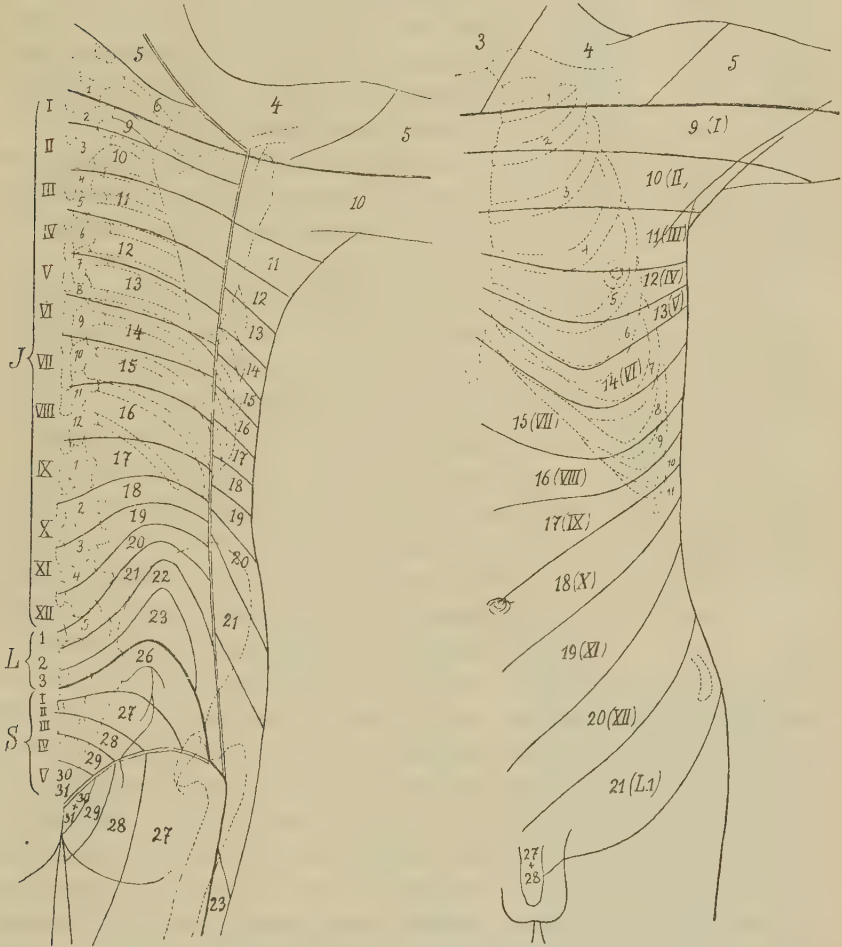
Nerven benachbarter Intercostalräume über die Innenfläche der Rippe hinweg mit einander in Verbindung setzen.« Ähnlich äußert sich RAUBER [93, pag. 541]: Die Intercostalnerven gehen »nur selten unter sich selbst Verbindungen ein«. Bei QUAIN [82] heißt es geradezu auf pag. 617: Die Intercostalnerven sind »directed transversely outwards to their destination without forming any plexus«. Auch BOLK [97] erwähnt das Fehlen von Plexus zwischen den Intercostalnerven. Bei SAPPEY [71] und LANGER-TOLDT [97] fehlen überhaupt Angaben über diesen Punkt. Nur GEGENBAUR [96] und MERKEL [01] geben ein »keineswegs seltenes« Vorkommen solcher Verbindungsäste zu. An dem in den Figg. 3—5 abgebildeten Kadaver konnten wir keine Anastomose nachweisen und sind ihnen auch sonst nur recht selten begegnet. Mit Rücksicht auf diesen Mangel der Plexusbildung ist übrigens für die Thorakalnerven die sonst in der Neurologie so streng durchgeführte Unterscheidung zwischen Wurzelgebiet und Gebiet des peripheren Nerven nicht durchzuführen, da diese Gebiete hier zusammenfallen müssen.

Abweichend von den Hautästen verhalten sich allerdings die Muskeläste der Rami anteriores, so weit sie für den *M. rectus abdominis* bestimmt sind. RUGE [93] hat nachgewiesen, dass diese Äste im Bereiche der drei bis sechs caudalen Rectussegmente ausgedehnte Plexusbildungen eingehen, und dass diese Plexus mit Umlagerungen im Körper des Muskels selbst und mit der Verwischung der Grenzen seiner Segmente zusammenhängen. Die Muskeläste sind in unserer Fig. 3 nicht dargestellt.

Thatsächlich ist die Erklärung der klinisch festgestellten Hautzonen in einer ganz anderen Richtung zu suchen; es lässt sich nachweisen, dass die Hautäste jedes einzelnen Thorakalnerven ein Hautgebiet aufsuchen, welches der entsprechenden, am Krankenbette beobachteten Zone entspricht, und sich in diesem vertheilen. Von anatomischer Seite scheint dies bisher noch nicht präcis ausgesprochen worden zu sein. Nur BOLK [97] hat in einem kurzen Aufsätze die von ihm präparativ festgestellten Ausbreitungsbezirke der einzelnen Thorakalnerven abgebildet (vgl. Textfig. 1) und angegeben, dass diese Bezirke gürtelförmig um den Thorax verlaufen, sowie dass diese Gürtel caudal von den zugehörigen Foramina intervertebralia liegen, und zwar um so mehr, je weiter caudalwärts der betreffende Nerv gelegen ist. Bei der Untersuchung der Hautnerven des Rumpfes finden wir, dass zunächst einmal die Rami posteriores der Thorakalnerven zwischen den langen, dann unterhalb der breiten Rückenmuskeln ganz beträchtlich caudalwärts verlaufen, bevor sie die letzteren durchbohren und sich in der Haut vertheilen; die Rami anteriores geben den Ramus cutaneus lateralis ab, bevor sie in ihrem Verlaufe entlang der Rippe den tiefsten (am weitesten caudal gelegenen) Punkt erreicht haben, den Ramus cutaneus anterior aber in ihrem entlang dem vordersten Rippenabschnitte cranialwärts aufsteigenden Theile, wie besonders am siebenten Thoracalis unserer Fig. 4 gut zu sehen ist. Die Eintrittspunkte dieser drei Hautäste

in die Haut liegen bei den oberen Thorakalnerven in einer horizontalen, bei den unteren in einer nach vorn absteigenden Linie; die Ausbreitung der Hautzweige erfolgt dann ungefähr parallel dieser

Fig. 1.



Anordnung der Dermatome am Rumpfe nach Bolk [97].

Verbindungsline. Diese aber ist gegen den zugehörigen Wirbel caudalwärts verschoben.

Dieses Verhalten der Hautäste lässt sich schon aus den Abbildungen der anatomischen Atlanten erkennen; doch ergibt sich beim Studium derselben fast immer die Schwierigkeit, dass namentlich die metamere Zugehörigkeit der dorsalen Hautäste nicht bestimmt

und somit die Feststellung der Lage des Dermatoms am Rücken, im Bereiche des VOIGT'schen [64] hinteren Verästelungsgebietes, unmöglich ist — ein Umstand, den schon RENZ-WICHMANN [01] hervorgehoben haben. Bei RÜDINGER [61, Taf. XXVII] findet sich keine einzige Angabe über den Ursprung der gezeichneten Hautnerven. Bei TOLDT [01, Fig. 1214] ist wenigstens der erste und zwölfte Thorakalnerv bezeichnet, die Hautzone des ganzen zwölften Nerven aus Fig. 1214—1216 gut zu erkennen. Nun ist aber gerade der Verlauf der Rami posteriores hauptsächlich Schuld an der auffallenden Inkongruenz zwischen den Haut- und den Skeletgebieten; und dieser scheint von den Klinikern, welche die Hautzonen aus den anatomischen Verhältnissen nicht erklären zu können glaubten, übersehen worden zu sein.

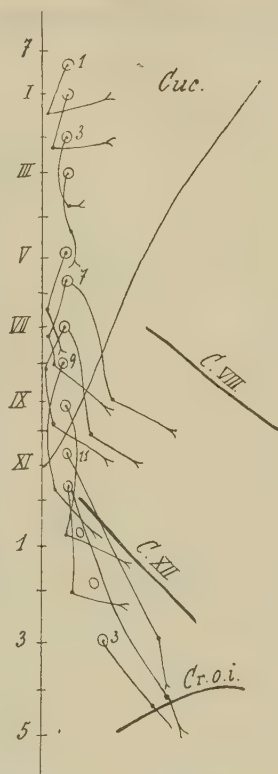
Der — wenigstens im oberen Brustbereiche — annähernd horizontale Verlauf sowohl der hinteren als der seitlichen und vorderen Hautäste innerhalb der Haut selbst, resp. im subcutanen Gewebe ist aus den genannten zwei Atlanten sehr gut zu ersehen.

Bei genauerer Bestimmung der einzelnen Dermatome im Bereiche der Rami posteriores ergibt sich aber noch die weitere Schwierigkeit, dass das Verhalten dieser Nerven kein konstantes ist. Jeder Ramus posterior theilt sich in einen medialen und einen lateralen Ast; von diesen erreicht in der oberen Thoraxhälfte im Allgemeinen nur der mediale, in der unteren nur der laterale die Haut. Doch kommen hier mancherlei Varianten vor. In den Lehr- und Handbüchern finden sich darüber verschiedene Angaben. Nach HENLE [79] liefert der Ramus medialis der sieben bis acht oberen, der Ramus lateralis der acht bis neun unteren thorakalen Rami posteriores den Hautast, nach RAUBER [93] haben wir acht mediale, vier laterale Hautzweige, eben so nach SAPPEY [71], nach QUAIN [82] sechs bis sieben mediale, fünf bis sechs laterale, nach MERKEL [01] sieben bis acht mediale Hautzweige, bei LANGER-TOLDT [97] findet sich hierüber keine ziffermäßige Angabe. Nach GEGENBAUR [96] können auch die caudalen Thorakalnerven mediale Hautäste liefern. Unsere Befunde ergaben, dass die mittleren Thorakalnerven (namentlich der siebente) fast regelmäßig zwei dorsale Hautäste besitzen; so besaß in einem Falle (Fig. 3) der erste bis achte mediale, der siebente bis zwölfte laterale Zweig einen Hautast, in einem zweiten Falle (Fig. 2) der erste bis neunte mediale, dann der siebente, achte, zehnte, elfte, zwölfte laterale; in einem dritten endete der erste bis siebente mediale, der vierte, sechste bis zwölfte laterale Ast in der Haut. Bei den

vier untersuchten Embryonen besaßen zweimal der sechste und siebente, zweimal der siebente und achte Ramus thoracalis posterior je einen medialen und lateralen Hautast; in dem einen der beiden letzteren Fälle (Embryo von $12\frac{1}{2}$ mm) kam hierzu noch vom sechsten Thorakalnerven ein Zweig, der knapp an der Theilungsstelle in Ramus dorsalis und ventralis von dem letzteren abging und sich in einem den Rami laterales entsprechenden Hautgebiete verzweigte¹.

Diese Varianten sind nicht unwichtig, da sie sowohl auf die Form als auf die Lage der dorsalen Hautzonen von Einfluss sind. Die Rami laterales treten immer weiter caudalwärts zur Haut als die Rami mediales (vgl. Fig. 3); es rührt dies daher, dass sie ursprünglich (vgl. pag. 524) beim Embryo caudale Zweige des Ramus posterior bilden, während die Rami mediales ursprünglich als craniale Zweige desselben erscheinen. Der Niveauunterschied im Hauteintritte beträgt bis zu zwei Wirbelhöhen. Dadurch muss das Hautfeld der Rami posteriores, welche sowohl einen medialen als einen lateralen Ast abgeben, in craniocaudaler Richtung ausgedehnter werden, als wenn der Ramus posterior nur einen Ast abgibt; da andererseits der laterale Zweig nicht nur weiter caudal, sondern auch weiter lateralwärts zur Haut gelangt als der mediale,

Fig. 2.

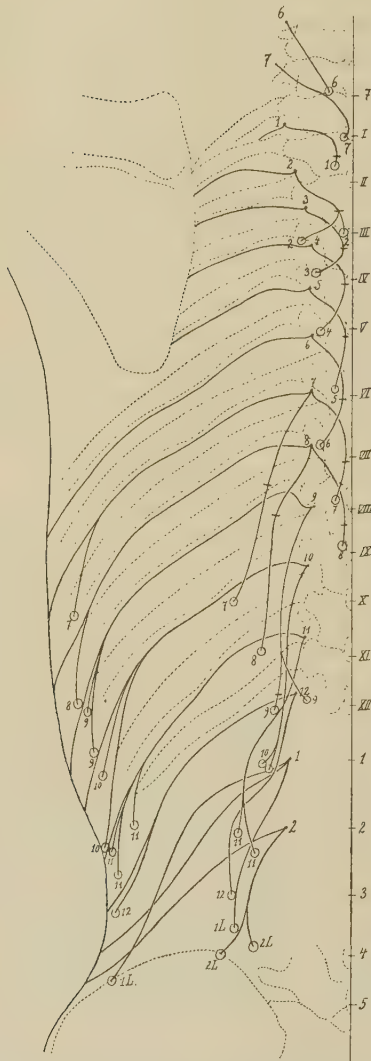


Hautäste der thorakalen Rami dorsales, vom Erwachsenen. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr. Von den in den Verlauf der Nerven eingezeichneten Punkten entspricht der proximale dem Austritte aus der langen Rückenmuskulatur, der distale (wo vorhanden) dem Durchtritte durch den Cucullaris (*Cuc.* *C.VIII*, *XII* achte und zwölfte Rippe, *C.r.o.i.* Crista ossis ilei). Die Ringe bezeichnen die Foramina intervertebralia, die Striche auf der Vertikalen (dorsalen Mittellinie) die Dornfortsätze. Der vierte Dorsalis ist (zufällig) ausgelassen.

¹ Auch im Cervicalgebiet macht sich Variabilität des Befundes geltend. In dem in Fig. 3 abgebildeten Falle hatte der siebente Cervicalis einen (medialen) dorsalen Hautast, während am achten ein solcher fehlte. In dem Falle BOLK's [97] fehlten beide Äste; auch in anatomischen Handbüchern wird ihr Fehlen als Regel angegeben. Im HEAD'schen Schema fehlt ihr Hautgebiet; bei WICHMANN ist ein dorsales Hautfeld des siebenten Cervicalis (nicht aber des achten) verzeichnet.

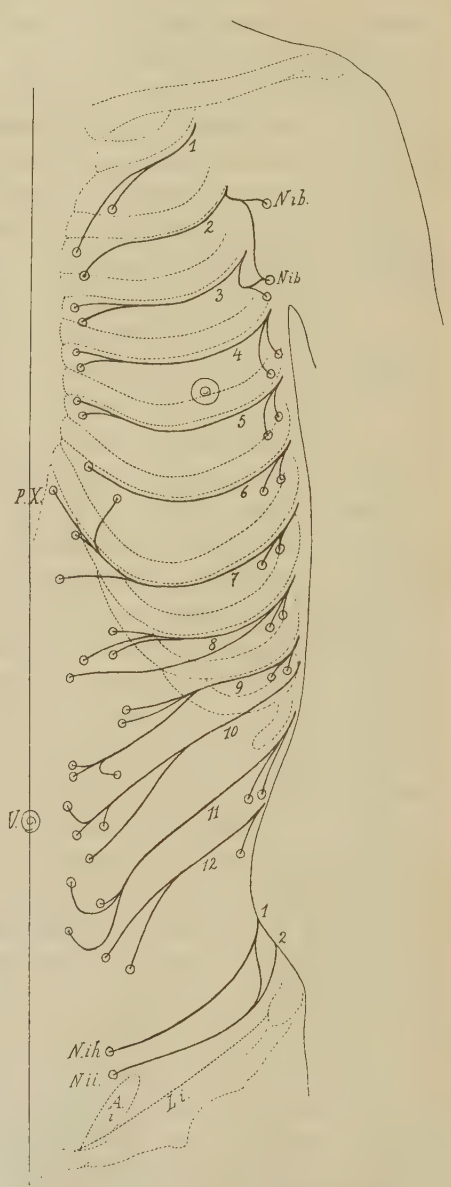
so muss das Hautfeld der Rami posteriores mit zwei Hautästen von der dorsalen Mittellinie lateral-caudalwärts sogar ziemlich steil absteigen,

Fig. 3.



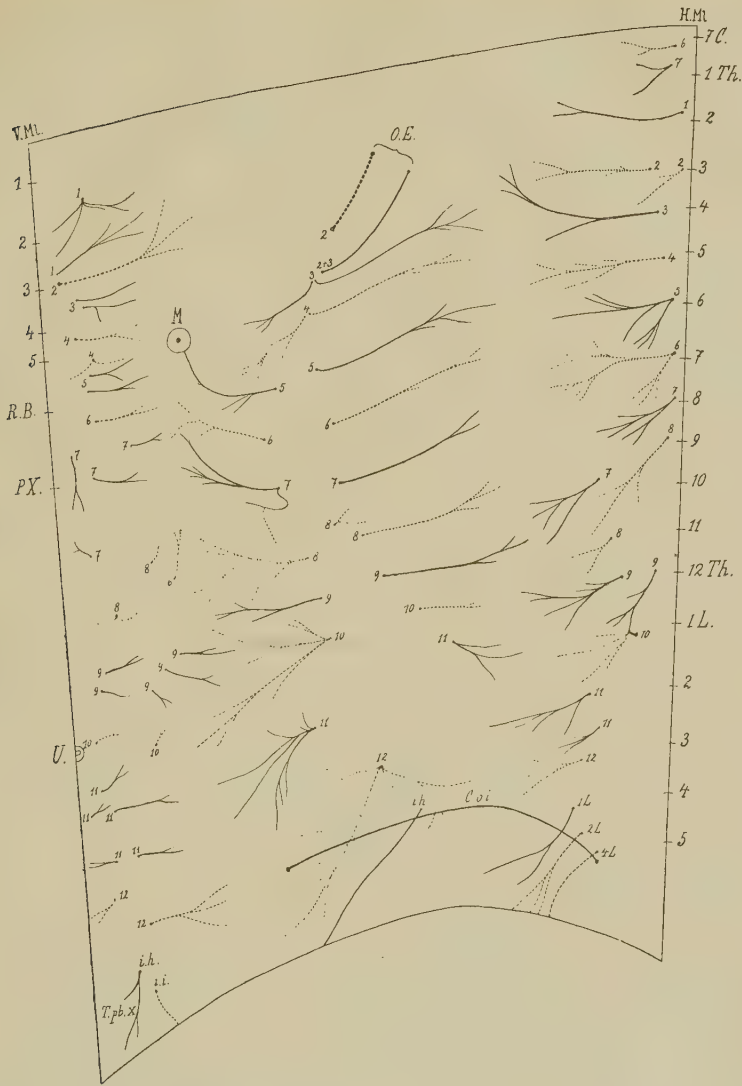
Die Eintrittsstellen der Hautnerven in das subcutane Gewebe und ihr Verlauf von den Foramina intervertebralia zu denselben. Rückansicht des Kadavers. Die Lage sämtlicher eingezeichneter Punkte wurde durch Messung bestimmt. $\frac{1}{4}$ nat. Gr. Die Querstriche an den Rami posteriores entsprechen den Stellen des Austrittes aus der langen Rückenmuskulatur.

Fig. 4.



Vorderansicht des Kadavers der Fig. 3.
 $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

Fig. 5.



Die von dem Kadaver der Fig. 3 und 4 abgelöste rechte Hälfte der Thoraxhaut mit dem subcutanen Nervenverlaufe. Vor der Ablösung wurde die Lage der Dornfortsätze, der Rippenansätze am Sternum, der Crista ossis ilei und des Tuberculum pubicum in die Haut eintätowirt. Die an der Innenfläche des Hautstückes präparirten Nerven wurden durch Nadeln, die an den makroskopisch präparirbaren Endpunkten der Nerven durchgesteckt wurden, auf die Außenfläche projectirt. $\frac{1}{4}$ nat. Gr. Die den geradzähligen Segmenten entsprechenden Nerven punktirt, die ungeradzähligen voll ausgezogen. *C.o.* Crista ossis ilei, *O.E.* Nerven zur oberen Extremität, *R.B.* Ende des Rippenbogens, *P.X.* Processus xiphoidens, *T.pb.* Tuberculum pubicum, *U.* Umbilicus, *tb.* Nervus intercostobrachialis, *il.* N. ileohypogastricus, *li.* N. ileoinguinalis, *H.M.* hintere und vordere Mittellinie, *M.* Mamilla. *A.* Annulus inguinalis, *L.* Ligamentum inguinale.

wie dies EICHHORST und BLASCHKO (s. vorn) angegeben haben; ist nur ein Hautast vorhanden, so wird das Hautfeld nur wenig, oder im oberen Thoraxbereiche, gar nicht absteigen (vgl. hierzu die Figg. 2 und 5). Aus der Variabilität der Befunde lassen sich aber auch vielleicht die Unterschiede zwischen den verschiedenen klinischen Angaben erklären; die EICHHORST'sche Vertebraelevation (s. vorn pag. 509) wird am stärksten sein an denjenigen Zonen, zu welchen zwei Hautäste gelangen, gelegentlich wird sie aber auch fehlen können.

Betrachten wir nun die Verhältnisse in dem in den Figg. 3—5 dargestellten Falle etwas genauer. Die Rami mediales der Rami posteriores treten hier durchschnittlich neben dem Dornfortsatze des nächstfolgenden Wirbels aus der Muskulatur aus; von da verläuft aber zum Beispiel der mediale Hautzweig des achten Thoracalis noch ein ganz beträchtliches Stück ziemlich steil absteigend unter der Haut caudalwärts. Es hängt dies wohl mit dem atypischen Verhalten des Cucullaris dieses Falles zusammen, der Muskel reichte bloß bis zum neunten Dornfortsatz. In dem Falle der Fig. 2 steigt der mediale Hautast des achten Thoracalis innerhalb der Rückenmuskulatur um zwei, der des neunten gar um fast drei Wirbelhöhen (trotzdem auch hier der Cucullaris nur bis zum elften Dornfortsatz reichte) ab; die Nerven sind, wie noch später erörtert werden soll, von dem Muskel bei seinem caudal gerichteten Wachsthum weiter mitgenommen worden. Dafür ist in dem Falle der Fig. 5 das extramuskulär absteigende Stück länger als in dem der Fig. 2. Die Rami laterales der hinteren Thorakaläste durchbrechen den Latissimus, resp. die Fascia lumbodorsalis durchschnittlich in der Höhe des Dornfortsatzes des drittfolgenden Wirbels.

Von den Rami mediales verbreiten sich die oberen annähernd horizontal, die unteren eben so wie die Rami laterales seitwärts absteigend in der Haut (Figg. 2 und 5). Die oberen Hautäste begegnen mit ihrer Endverzweigung den Ästen der Rami posteriores der Rami cutanei laterales; diese verbreiten sich im oberen Thoraxgebiete dorsalwärts ein wenig ansteigend, in der Mitte horizontal, im unteren Thoraxgebiete dorsalwärts absteigend. Durch dieses Ansteigen kommt schon im oberen Thoraxgebiete eine Scapularelevation der Zonen der Thorakalnerven, am Übergange aus dem ventralen (lateralen) in das dorsale Hautgebiet, zu Stande (besonders deutlich am dritten Thoracalis); viel deutlicher wird diese weiter caudalwärts, wo die lateralen Hautzweige der Rami posteriores erscheinen. Am auffallendsten ist sie in dem vorliegenden Falle im Gebiete des

siebenten und elften Thoracalis. Die Zone des achten und vielleicht auch des zehnten scheint in dem vorliegenden Falle an der Grenzlinie zwischen lateralem und hinterem Verästelungsgebiete geradezu unterbrochen zu sein¹, wie dies auch nach dem späteren HEAD'schen Schema [00] am Gebiete des achten und elften Thoracalis zu sehen ist; offenbar nehmen solche Unterbrechungen aber keine ganz regelmäßige Lage ein.

Die vorderen Äste der Rami cutanei laterales, die im selben Niveau wie die hinteren die Haut betreten, verzweigen sich wieder im oberen Thoraxgebiete annähernd horizontal (in dem hier dargestellten Falle ist dies weniger deutlich als in den Bildern von RÜDINGER und TOLDT), im unteren Thorax- und Abdominalgebiete absteigend, den Ästen der Rami cutanei anteriores (die durchschnittlich gleichfalls horizontal verlaufen) entgegen. Eine Mamillarelevation im EICHHORST'schen Sinne lässt sich in unserem Falle an den Zonen des vierten, fünften, siebenten und achten Thoracalis ganz gut erkennen. Ein ziemlich starker Ast des zwölften Ramus cutaneus lateralis überschreitet, wie dies ja als Regel gelten kann, den Darmbeinkamm und verzweigt sich unterhalb desselben; es entspricht dies ganz gut der von HEAD angenommenen Ausbuchtung des zwölften Hautfeldes gegen den Oberschenkel, obwohl wir im Großen und Ganzen uns den Urtheilen von THANE und THORBURN (cit. von HEAD [00]) anschließen müssen, wonach die HEAD'schen Zonen, so weit sie die caudalen Thorakalnerven betreffen, gegenüber dem rein präparativen Befunde caudalwärts verschoben erscheinen.

Besonders HEAD und CAMPBELL [00] haben übrigens nachdrücklich darauf hingewiesen, dass das Skelet nur sehr unvollkommene Anhaltspunkte für die Beurtheilung resp. Bestimmung der einzelnen Hautzonen liefere. Für den Vergleich der Zonen auf dem Abdomen eines Kindes und einer niedertragenden Frau, auf dem schmalen Thorax des Phthisikers und dem fassförmigen Thorax des Emphysematikers seien Knochenvorsprünge als Anhaltspunkte fast werthlos. Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich bei der anatomischen Präparation. Das Erheben des Armes, ja selbst die Lagerung der Leiche auf den Bauch, wodurch der Thorax von vorn nach hinten komprimirt wird, genügen schon, um die Haut um die Breite wenigstens eines Intercostalraumes, also einer Zone, zu verschieben.

¹ Doch ist mit Rücksicht auf das klinisch, experimentell und anatomisch (MERTENS, 98) festgestellte Übereinandergreifen der Hautnervenzonen nicht an eine vollständige Unterbrechung dieser Zonen zu denken.

HEAD und CAMPBELL legen daher viel größeren Werth auf die in der Haut selbst gelegenen Fixpunkte, deren es allerdings leider nur zwei giebt: die Mamilla und den Nabel. Die erstere liegt nach den genannten Autoren zwischen der vierten und fünften Thorakalzone, nach WICHMANN in der Mitte der vierten; BOLK zeichnet sie zwischen der dritten und vierten Zone, sagt aber im Text, sie liege im vierten und fünften thorakalen Dermatome, und mit dieser Angabe stimmt auch unser Präparationsergebnis¹. Der Nabel liegt nach HEAD und CAMPBELL und eben so nach BOLK zwischen dem neunten und zehnten, nach WICHMANN in der Mitte des zehnten Dermatoms; nach unserem Befunde würde er, in Übereinstimmung mit THORBURN's [93] Angaben, im untersten Theile des zehnten, ja vielleicht sogar an der Grenze zwischen dem zehnten und elften Dermatome liegen. Doch wäre gerade hier die Möglichkeit eines wechselnden Befundes vielleicht nicht ganz ausgeschlossen; es ist fraglich, ob der Verschluss der embryonalen Bauchdecken immer an genau derselben Stelle zum Abschluss gelangt.

Überblicken wir die Form der thorakalen Dermatome im Ganzen, so lässt sich als sicheres Ergebnis hinstellen, dass sie mit der Anordnung der Muskulatur und des Skeletes nicht übereinstimmt. Die Thorakalnerven versorgen fast die gesammte Rumpfhaut, ohne den Lumbalnerven einen nennenswerthen Antheil daran zu gewähren. So einfache, parallele, gleich breit bleibende Bänder wie im WICHMANN'schen Schema [00] stellen die Dermatome aber gewiss nur sehr selten dar; auch BOLK's Abbildung dürfte diesbezüglich etwas zu schematisch sein. Das Vorkommen der von EICHHORST beschriebenen drei Elevationen der Grenzen dieser Zonen ist wohl sicher anatomisch begründet; andererseits wird, wie vorn ausgeführt, ihre Höhe im einzelnen Falle sehr verschieden groß sein, ja gelegentlich eine Elevation ganz fehlen können. Die mehr unregelmäßigen Formen der HEAD'schen Zonen kommen wohl dem thatsächlichen Verhalten am nächsten, doch sind diese Formen mehr als Beispiele individueller Möglichkeiten, denn als feststehende Charaktere der betreffenden Dermatome anzusehen.

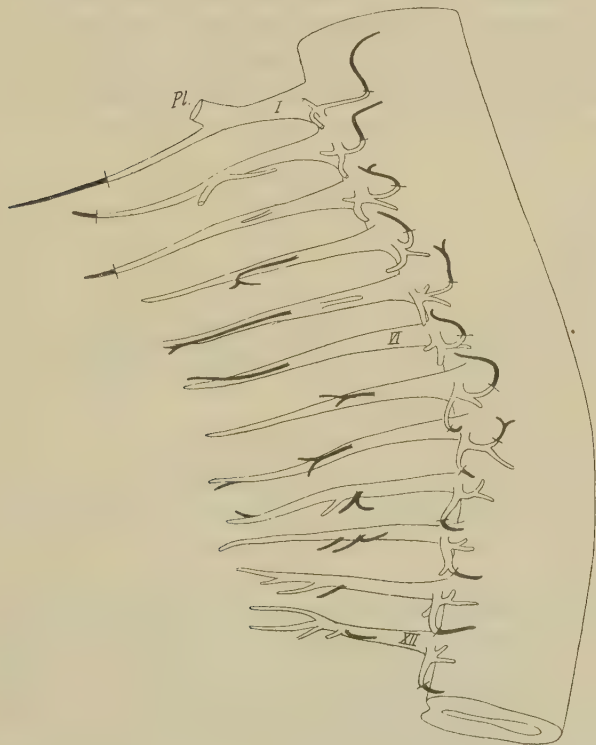
Trotzdem bleibt aber der Hauptsache nach der Charakter dieser Dermatome als gürtelförmige Streifen erhalten; sie verlaufen, um es nochmals kurz zu sagen, im oberen Thoraxbereiche annähernd horizontal, weiter caudalwärts nach vorn absteigend, und sind — in

¹ Bei einem 12½ mm langen Embryo sehen wir einen Ast des vierten Thoracalis direkt in die Anlage der Milchdrüse einstrahlen. In Fig. 5 geht ein Ast des fünften Thoracalis von unten in die Areola.

nach unten zunehmendem Ausmaße — gegen die Wirbelsäule caudalwärts verschoben. Dieses eigenthümliche Verhalten wird uns durch die Entwicklungsgeschichte verständlicher. Dabei ergibt sich aber die Nothwendigkeit, die ventralen und dorsalen Äste der Thorakalnerven zunächst gesondert zu betrachten.

Der jüngste Embryo, dessen Nervensystem rekonstruirt wurde, hat $14\frac{1}{2}$ mm größte Länge. Die vordere Rumpfwand ist noch

Fig. 6.

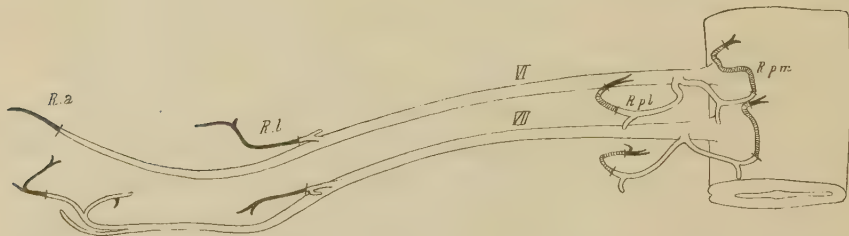


Konstruktionsbild der Thorakalnerven eines $14\frac{1}{2}$ mm langen menschlichen Embryo. Projektion auf eine Sagittalebene. Aus einer Querschnittserie. Vergr. 25. Die subcutanen Theile der Nerven sind schwarz. Pl Ast des ersten Thoracalis zum Plexus brachialis.

größtentheils häutig; zwischen den beiderseitigen Rippenenden und den *Musc. recti abdominis* besteht ein Abstand, der nahezu die Hälfte des Leibesumfanges ausmacht. (Die Kontrolle der Verhältnisse bei einem ungefähr gleich weit entwickelten $12\frac{1}{2}$ mm langen Embryo ergab, abgesehen von der bereits erwähnten kleinen Abweichung im Bereiche der *Rami dorsales*, einen mit dem Folgenden übereinstimmenden Befund.)

Die ventralen Äste der Thorakalnerven (Fig. 6) verlaufen in diesem Stadium so wie zur Zeit ihrer ersten Anlage noch rein lateral- und ventralwärts, senkrecht zur Körperachse, parallel mit den Rippen. Da aber die Körperachse, resp. die Wirbelsäule in diesem Stadium noch ziemlich stark gekrümmt ist, so müssen sowohl die Rippen (wie dies aus den Figuren von MALL [98] und BARDEEN und LEWIS [01] zu entnehmen ist) als die Nerven mit ihren Spitzen konvergieren; die Dermatome werden hierdurch keilförmig. Die lateralen und vorderen Hautzweige verlaufen direkt zu den über den Nervenstämmen liegenden Hautstellen. Das Verzweigungsgebiet der vorderen Hautäste reicht so weit medialwärts wie der *M. rectus abdominis*, der von diesen Ästen zum Theil durchbohrt wird; der membranöse Theil der vorderen Bauchwand ist anscheinend nerven-

Fig. 7.



Projektion des sechsten und siebenten Thorakalnerven eines 17 mm langen menschlichen Embryo auf eine Sagittalebene. Aus einer Querschnittserie. Die subcutanen Theile der Nerven schwarz, die Strecke zwischen langer und breiter Rückenmuskulatur an den Rami posteriores schraffirt. Vergr. 17.

R. a., *R. l.*, *R. p. l.*, *R. p. m.* Ramus cutaneus anterior, lateralis, posterior lateralis, posterior medialis.

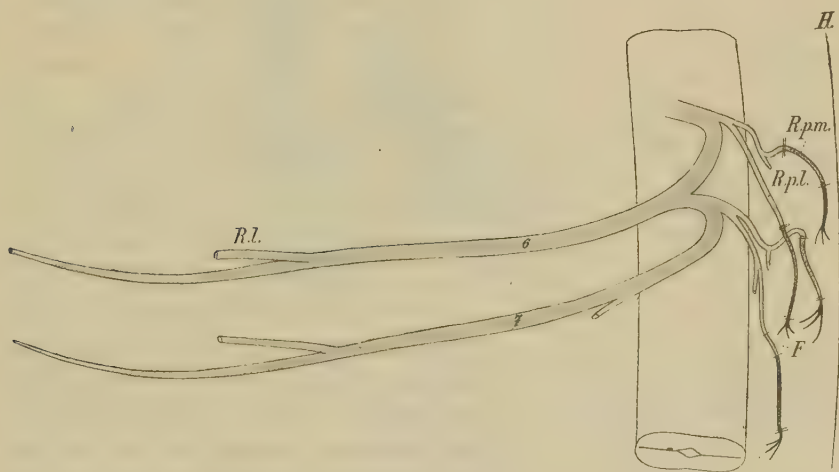
frei. (Die Rami anteriores der drei unteren Thorakalnerven konnten nicht bis in die Haut verfolgt werden, was wohl durch den immerhin mangelhaften Konservierungszustand des Embryo zu erklären ist.) An das untere Ende des Rectus schließt sich die Beckenanlage an, die wegen der metameren Verkürzung der vorderen Rumpfwand (bei Fehlen der Beckenneigung) relativ viel höher steht als später.

Bei einem Embryo von 17 mm größter Länge (der Abstand der *Mm. recti abdominis* beträgt noch [in ihrer Mitte] ungefähr $\frac{1}{4}$ des gesammten Leibesumfanges) ist eine Änderung in so fern zu verzeichnen, als die ventralen Rippenhälften und mit ihnen die Inter-costalnerven zunächst caudal-, dann, in stärkerem Maße, cranialwärts abgebogen erscheinen (vgl. Textfig. 7); die Spitzen der letzten wahren Rippen konvergieren gegen die Sternalanlage. Der proximale Theil der Rippen steht noch senkrecht auf der Wirbelsäule. Die

Haut ist der Biegung des ventralen Rippenantheiles nicht gefolgt, so dass sich die Rami laterales jetzt in einem proximal vom Nervenstamme gelegenen Hautgebiete verzweigen. Die Hautendigungen sämtlicher Äste eines Thorakalnerven liegen wieder ungefähr in einer Geraden, die senkrecht zur Wirbelsäule steht.

Bei einem Embryo von 52 mm Scheitel-Steißlänge ist bereits eine deutliche, wenn auch noch nicht sehr starke Neigung der Rippen und Intercostalnerven gegen die Wirbelsäule vorhanden (vgl. Textfig. 8). Die Rami laterales treten zwischen der Muskulatur rein lateralwärts zur Haut, wieder ungefähr in einer, horizontal gelegenen

Fig. 8.



Projektion des sechsten und siebenten Thorakalnerven eines menschlichen Embryo von 52 mm Scheitel-Steißlänge auf eine Sagittalebene. Vergr. 10. Die zwischen langer und breiter Rückenmuskulatur gelegenen Theile der Rami posteriores dunkelgrau, die subcutanen Theile schwarz. *R.l.* *R.p.l.* *R.p.m.* Ramus cutaneus lateralis, posterior lateralis, posterior medialis. *F* die in der Fascia lumbodorsalis verlaufende Strecke. *H* Hautoberfläche.

(Durch ein Versehen des Zeichners entspringt in der Figur der siebente Thoracalis scheinbar aus dem sechsten, statt aus dem Rückenmark.)

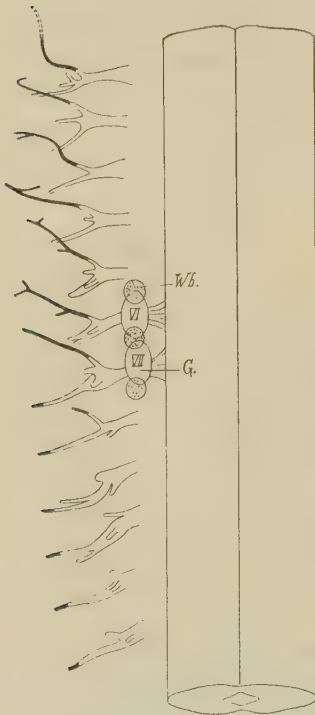
Linie mit allen übrigen Hautästen desselben Nerven. Die Haut muss also im selben Maße wie die ventralen Rippenantheile gegenüber der Wirbelsäule sich über den Rumpf caudalwärts verschoben haben.

Mannigfaltiger sind die Vorgänge an den Rami posteriores der Spinalnerven. Das Wachsthum von Skelet, Muskulatur und der Haut selbst führt im Laufe der Entwicklung zu mancherlei Veränderungen ihres Verlaufes.

Bei dem 14 $\frac{1}{2}$ mm langen Embryo sind Rückenmark und Wirbelsäule noch gleich lang; die Rückenmarkswurzeln gehen rein lateral-

wärts ab und in den Thorakalnerven über. Dieser füllt wegen der geringen Höhe der Wirbelkörper das Intervertebralloch fast ganz aus. Der Ramus posterior (Textfig. 9) geht in der Mitte zwischen zwei Bogenbasen vom Stamme ab und verläuft ebenfalls zunächst rein lateralwärts. Er spaltet sich dann in zwei Äste, welche den

Fig. 9.



Projektion der Rami posteriores der Thorakalnerven eines $14\frac{1}{2}$ mm langen menschlichen Embryo auf eine Frontalebene. Die subcutanen Theile der Nerven sind schwarz. Vergr. 25. Wb Querschnitte der Wirbelbogen an ihrer Wurzel. G Spinalganglion.

späteren lateralen und medialen Zweigen entsprechen (Textfig. 10), hier aber eben so gut als caudaler und cranialer Zweig zu bezeichnen wären. Der erstere verläuft absteigend lateralwärts durch die Anlage der langen Rückenmuskulatur; er endet in ihr als Muskelast im Bereiche des oberen Thoraxabschnittes, gelangt aber vom siebenten Thorakalsegmente an zur Haut. Der Ramus medialis verläuft zunächst durch die lange Rückenmuskulatur rein dorsalwärts (vgl. die Lateralansicht, Textfig. 6, und die Horizontalkonstruktion Fig. 10; in der Rückansicht ist er stark verkürzt), um im oberen Thoraxabschnitte nach dem Austritte aus der Muskulatur lateral-cranialwärts zur Haut zu gelangen. Vom neunten Thorakalsegmente an erschöpft er sich in der Muskulatur. Die Stellen, bis zu welchen die lateralen und medialen Äste in die Haut zu verfolgen sind, liegen ungefähr in einer Vertikalen unter einander.

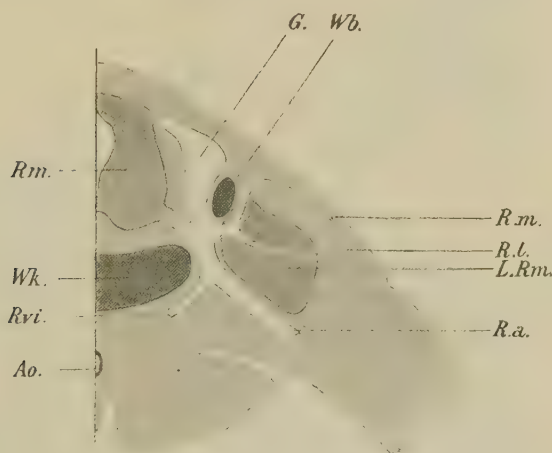
An der Theilungsstelle der fünf cranial gelegenen thorakalen Rami posteriores geht je ein Muskelast ab, der weiter caudalwärts auf den Ramus medialis übergeht.

Bei dem hier besprochenen Embryo sind Wirbel und Rippen noch im Stadium des Vorknorpels, der Wirbelkanal hinten weit offen, die Bogenenden divergent gestellt (Textfig. 10).

Die Anlage der langen Rückenmuskulatur findet sich jederseits an der äußeren Seite der Bogen; es sind die beiderseitigen An-

lagen und damit die Austritte der medialen Hautäste aus denselben noch durch einen breiten Zwischenraum getrennt. An der Muskulatur ist noch keinerlei bindegewebige Umhüllung, Fascie oder Sehne zu unterscheiden. Die breiten Rückenmuskeln haben auf den Verlauf der hier in Betracht kommenden Hautnerven keinerlei Einfluss, da sie noch hoch oben, am Nacken, zu finden sind.

Fig. 10.

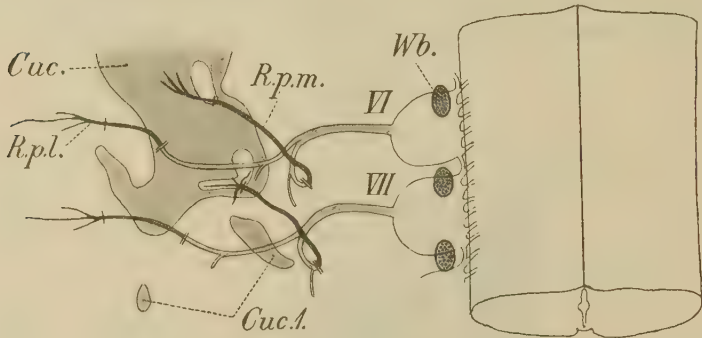


Querschnitt durch den Embryo von 14½ mm am Abgange des siebenten Thorakalnerven; dorsaler Theil. Der gesammte Verlauf des Ramus posterior aus der Schnittserie konstruirt (auf die Schnittebene projectirt). Vergr. 26. *Ao* Aorta, *G* Ganglion spinale, *L.Rm* lange Rückenmuskulatur, *R.a* Ramus anterior des Thorakalnerven, *R.L*, *R.m* Ramus lateralis und medialis des Ramus posterior, *R.vi* Ramus visceralis, *Rm* Rückenmark, *Wb* Wirbelbogen, *Wk* Wirbelkörper.

Bei dem 17 mm langen Embryo sind Wirbel und Rippen knorpelig; an der Stellung der Wirbelbogen hat sich noch wenig geändert (Fig. 12). Dafür sind die langen Rückenmuskeln bereits im Begriffe, gegen die Medianebene vorzuwachsen; sie überragen das freie Ende der Bogenanlage ein wenig, während sie beim 14 mm langen Embryo noch nicht bis an dieselbe heranreichen. Sie sind bereits von der Anlage ihrer Fascie, deren lateraler Theil von der Sehne des *M. latissimus dorsi* noch getrennt ist, umhüllt. Der genannte Muskel ist bis in die Region zwischen neunten und zehnten Intercostalis, der *M. cucullaris* bis an den siebenten Thoracalis (vgl. Fig. 11) herabgewandert. Diese Wanderung findet in der Weise statt, dass dem Muskel abgesprengte kleine Stücke vorausgehen. An der Stelle, wo Hautäste (die Rami mediales des sechsten und siebenten Ramus posterior thoracalis) durch ihn hindurchtreten, finden sich Lücken im Muskel; der Nerv tritt am caudalen Rande der Lücke hindurch, so dass zu-

nächst wenigstens eine caudale Weiterwanderung des Muskels auf den Nervenverlauf keinen Einfluss haben wird; dieser setzt erst ein, bis der obere Rand der Lücke an den Nerven herantritt¹.

Fig. 11.



Projektion der Rami posteriores des sechsten und siebenten Thorakalnerven eines 17 mm langen menschlichen Embryo auf eine Frontalebene. Die innerhalb der langen Rückenmuskulatur verlaufenden Theile des Nerven sind hellgrau, die zwischen dieser und dem M. cucullaris gelegenen Strecken dunkelgrau, die subcutanen Abschnitte schwarz. Die queren Striche bezeichnen die Grenzen zwischen diesen Abschnitten. Vergr. 33. *Cuc.1* die abgesprengten Theile des Cucullaris. Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

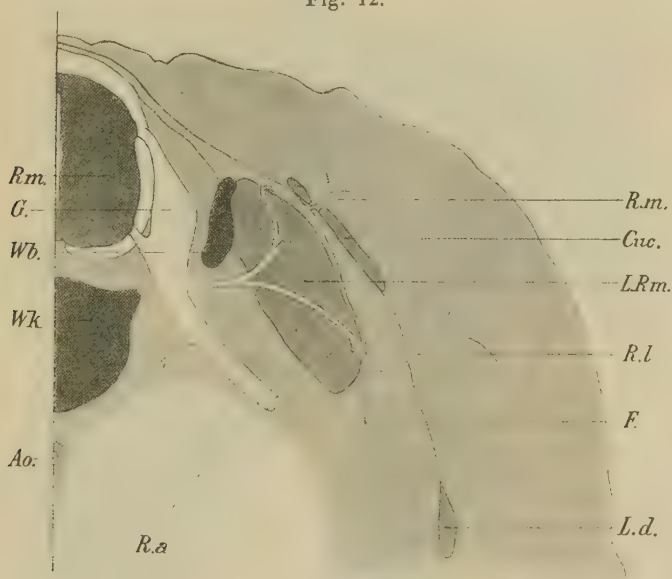
Eine Sehnenanlage fehlt an dem Muskel noch; dagegen besitzt der M. latissimus eine solche in Form einer Platte aus verdichtetem Bindegewebe, die in ihrem medialen Theile mit der bindegewebigen Hülle der langen Rückenmuskeln und den Bogenenden zusammenhängt und in die bindegewebige dorsale Schlussplatte des Wirbelkanals übergeht (Fig. 12).

Das Rückenmark ist bereits in seinem Wachstum gegenüber der Wirbelsäule etwas zurückgeblieben; in Folge dessen zeigen die Nervenwurzeln einen etwas absteigenden Verlauf, der Thorakalnerv ist bei seinem Durchtritte durch das Foramen intervertebrale an die obere Peripherie desselben gerückt. Dies mag die Ursache dafür sein, dass der laterale Abschnitt der Rami posteriores (vor der Theilung)

¹ Die Abwärtswanderung des Cucullaris würde verdienen, histogenetisch näher untersucht zu werden. Der caudale Rand des Muskels und die abgesprengten Partien bestehen aus einem Gewebe, welches von dem embryonalen Bindegewebe der Fascien und Sehnen eigentlich nur durch größeren Kernreichthum zu unterscheiden ist; der Übergang zu embryonalem Muskelgewebe ist ein allmählicher, indem zuerst vereinzelt, dann in größerer Zahl deutliche Muskelfasern auftreten. Zur sicheren Entscheidung, ob auch die bindegewebsähnlichen Zellen hier nur Vorstufen der Muskelfasern sind, oder ob der Muskel bindegewebig vorgebildet wird, reicht der Konservierungszustand des Embryo nicht hin. Das freie, vorwachsende Ende des Latissimus besteht aus deutlichen embryonalen Muskelfasern.

einen absteigenden Verlauf besitzt. Der mediale Zweig gelangt vom ersten bis siebenten, der laterale vom sechsten bis zwölften Ramus posterior thoracalis zur Haut; die in Fig. 11 dargestellten zwei Nerven (VI und VII) besitzen also je zwei Hautäste. Von diesen gelangt der Ramus lateralis zunächst absteigend (ähnlich wie früher) durch die lange Rückenmuskulatur, wobei er einen Muskelast abgibt, zu deren Fascie, wendet sich dabei etwas cranialwärts und durchbricht die Latissimussehne ungefähr im Niveau des Zwischenwirbelloches.

Fig. 12.

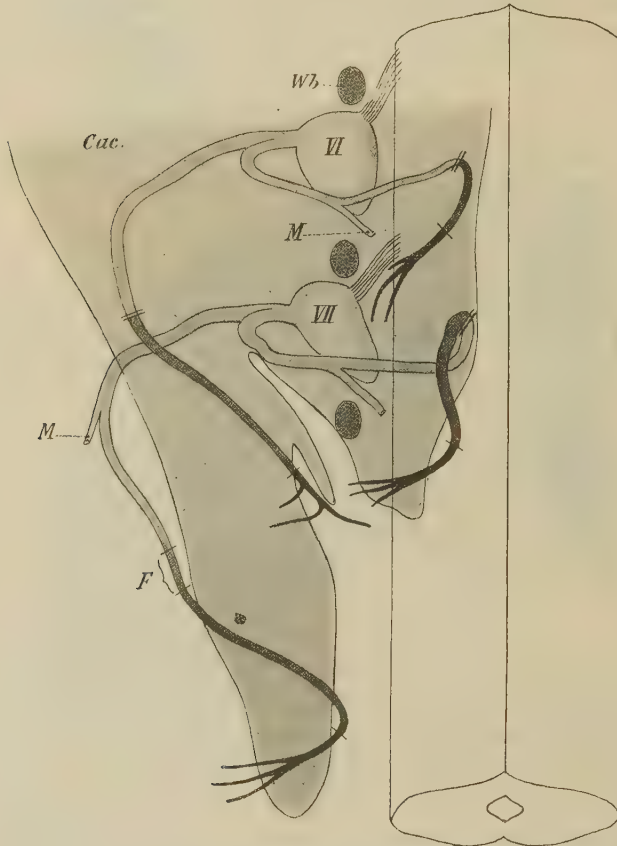


Querschnitt durch den Embryo von 17 mm am Abgange des siebenten Thorakalnerven; dorsaler Theil. Der Verlauf des Ramus posterior aus der Schnittserie konstruirt. Vergr. 26. *Cuc* Musc. cucullaris, *L.d* Musc. latissimus dorsi, *F* Fascie der langen Rückenmuskeln. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 10.

Dann breitet er sich horizontal in der Haut aus. Der Ramus medialis hat seinen Verlauf nicht unwesentlich geändert; das veranlassende Moment ist wohl hauptsächlich in Wachsthumsvorgängen an der langen Rückenmuskulatur zu suchen. Dass diese sich medialwärts vorgeschoben hat, wurde bereits erwähnt; sie muss aber auch am Skelete caudalwärts gewachsen sein. Denn während früher (Fig. 9 und 10) der Austritt des medialen Astes aus der Muskulatur cranial und lateral von der Theilungsstelle des Ramus posterior lag, befindet er sich jetzt caudal (Fig. 11) von diesem Punkte und ist medialwärts abgebogen (Fig. 12); der Nerv bildet, von rückwärts gesehen, eine Schleife, deren tiefster

Punkt mit der Austrittsstelle aus der langen Rückenmuskulatur ungefähr zusammenfällt. An ein selbständiges caudal gerichtetes Wachstum des Nerven innerhalb der Muskulatur ist ja wohl nicht zu denken. Wodurch aber dieses caudale Wachstum der Muskulatur, die den Nerven mitgenommen und zu einer Schlinge ausgezogen hat,

Fig. 13.



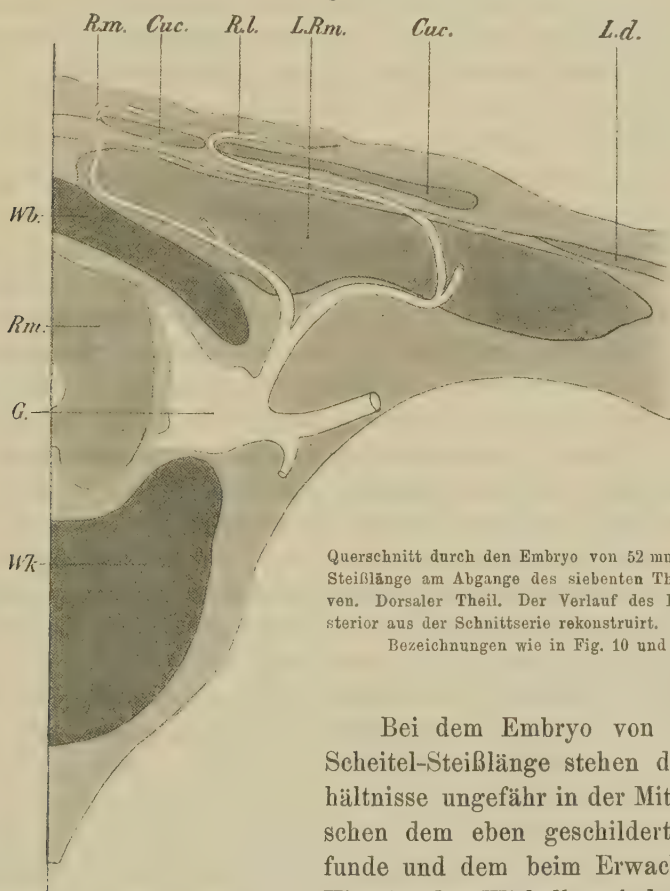
Projektion der Rami posteriores des sechsten und siebenten Thorakalnerven eines Embryo von 52 mm Scheitel-Steißlänge auf eine Frontalebene. Schattirung und Bezeichnung wie in Fig. 11. Vergr. 20.

F Durchtrittsstrecke des Nerven durch die Fascia lumbodorsalis. *M* Muskelast.

bedingt ist, ist schwer zu sagen; möglich, dass es mit der später auftretenden Bildung der caudalwärts gerichteten Dornfortsätze, der schließlichen Insertionspunkte, zusammenhängt. — Nach dem Austritte aus der langen Rückenmuskulatur verläuft der Nerv zwischen dieser und der Fascia lumbodorsalis lateral-cranialwärts und tritt durch die Fascie sowie die vorhin beschriebene Lücke im Cucullaris zur Haut.

Die Hautverzweigung liegt wie bei dem jüngeren Embryo cranial, aber bereits auch medial von der des Ramus lateralis, cranial auch vom Foramen intervertebrale; von der Mittellinie ist sie noch weit entfernt. Das Hautfeld des Ramus posterior im Ganzen würde hier einen ein wenig lateralwärts absteigenden Streifen (in der Höhe des Zwischenwirbelloches) darstellen.

Fig. 14.



Querschnitt durch den Embryo von 52 mm Scheitel-Steißlänge am Abgange des siebenten Thorakalnerven. Dorsaler Theil. Der Verlauf des Ramus posterior aus der Schnittserie rekonstruirt. Vergr. 20. Bezeichnungen wie in Fig. 10 und 12.

Bei dem Embryo von 52 mm Scheitel-Steißlänge stehen die Verhältnisse ungefähr in der Mitte zwischen dem eben geschilderten Befunde und dem beim Erwachsenen. Hier ist der Wirbelkanal durch die knorpeligen Wirbelbogen geschlos-

sen; doch sind die Dornfortsätze noch kaum angedeutet, die Bogen ungefähr senkrecht auf die Achse der Wirbelsäule gestellt. Die lange Rückenmuskulatur ist bereits längs der Bogen in ungefähr definitivem Ausmaße medialwärts vorgewachsen (Fig. 14). Der Latissimus reicht beiläufig bis zur Mitte der Lendenwirbelsäule, der Cucullaris

bis zwischen zehnten und elften Wirbelbogen caudalwärts. Weder die Fascia lumbodorsalis (Latissimussehne) noch die Cucullarissehne ist mit der Wirbelsäule verbunden, sondern beide Membranen ziehen über die Mittellinie hinweg zur Gegenseite (Fig. 14).

Die Rami posteriores wurden bloß am sechsten, siebenten, elften und zwölften Thorakalnerven untersucht; von den beiden ersteren gelangen beide Zweige, der laterale und der mediale, von den letzteren bloß die lateralen Zweige zur Haut. Sämmtliche Hautzweige zeigen einen stark absteigenden Verlauf, die Hautfelder der Rami posteriores liegen bereits caudal von den zugehörigen Foramina intervertebralia.

Die Rami laterales VI und VII (Fig. 13 und 14) verlaufen zunächst lateral-, dann caudalwärts. Noch vor dem Austritte aus der langen Rückenmuskulatur wenden sie sich wieder medialwärts, durchbohren die Fascia lumbodorsalis (der siebente in sehr schrägem Verlaufe; vgl. Fig. 13) und verlaufen zwischen dieser und dem M. cucullaris medial-caudalwärts, um am medialen Rande des Muskels unter die Haut zu gelangen und sich lateralwärts, ein wenig absteigend, in derselben zu verbreiten. (Dass hier die Nerven an die mediale Seite des Muskels gelangen, ist wohl eine individuelle Varietät, da beim Erwachsenen der siebente an der lateralen Seite gefunden wird. Ein Fall mit lateralem Hautaste des sechsten Thoracalis beim Erwachsenen wurde von uns nicht beobachtet.)

Die Rami mediales verlaufen zunächst in nach abwärts konvexem Bogen medialwärts durch die lange Rückenmuskulatur, von der sie bei ihrem Vorwachsen gegen die Mittellinie bereits bis nahe an dieselbe vorgeschoben worden sind (Fig. 13 und 14). Nach dem Durchtritte durch die Fascia lumbodorsalis (Sehne des Latissimus) verlaufen die Nerven caudalwärts unterhalb des Cucullaris, durchbohren dann denselben (resp. seine Sehne) und enden in der Haut lateralwärts absteigend.

Alle diese Zweige sind vom M. cucullaris in ihrem Verlaufe sehr wesentlich beeinflusst worden. Am Muskel sind zwei durch einen Einschnitt getrennte Antheile zu unterscheiden (Fig. 13), deren einer, oberer, zu den medialen, deren unterer zu den lateralen Zweigen in Beziehung tritt. Der obere Antheil entspricht offenbar dem in Fig. 11 (Embryo von 17 mm) dargestellten Cucullarisgebiete; er ist caudal- und medialwärts, über den inzwischen geschlossenen Wirbelkanal, gewandert. Lateral von den lateralen Hautzweigen liegen bei dem jüngeren Embryo noch keine Cucullaris-antheile; dieselben sind in-

zwischen wahrscheinlich von oben an die laterale Seite dieser Nerven herab und dann unter Mitnahme derselben weiter caudal- und medialwärts gewandert, vielleicht aber auch aus einer Verbreiterung der Muskelanlage, die in Fig. 11 dargestellt ist, entstanden. In letzterem Falle müssten deren laterale Antheile allerdings eine Drehung nach abwärts und einwärts durchgemacht haben.

Zur Herstellung der definitiven Verhältnisse muss der Cucullaris noch um $1\frac{1}{2}$ Wirbelhöhen weiter herabwandern (falls man nicht die unwahrscheinliche Annahme machen will, dass bei dem Embryo eine Varietät mit verkürztem Cucullaris und Latissimus vorliegt); dabei wird er die Nervendurchtritte noch weiter caudalwärts verziehen. Ferner wird bei Ausbildung der caudalwärts geneigten Dornfortsätze und Anheftung der langen Rückenmuskeln an deren Spitze auch der Verlauf der medialen Zweige in so fern noch modificirt werden, als dieselben dann auch innerhalb der langen Rückenmuskulatur caudalwärts verlaufen und erst unterhalb des betreffenden Dornfortsatzes, also um $1\frac{1}{2}$ Wirbelhöhen tiefer als ihr zugehöriges Foramen intervertebrale, aus derselben austreten. Gleichzeitig bedingt diese Ausbildung der Dornfortsätze eine neuerliche caudalwärts gerichtete Verschiebung des Cucullaris und der Nervendurchtritte durch denselben gegen das Foramen intervertebrale.

Die Betrachtung der Rami posteriores bloß des sechsten und siebenten Thoracalis könnte aber leicht die Meinung hervorrufen, dass die Verschiebungen dieser Hautäste bloß vom Cucullaris abhängig seien, und dass die Haut dabei passiv mitgenommen werde. Dass dem nicht so ist und die Haut sich auch selbständig über den Thorax caudalwärts verschiebt (wobei im Bereiche des Cucullaris Haut- und Muskelwanderung ungefähr in gleichem Ausmaße erfolgen, die Haut aber doch eher etwas vorancilt), beweisen die Verhältnisse im Bereiche der unteren Thorakalsegmente (11 und 12), deren hintere (laterale) Hautäste der Cucullaris nicht erreicht. Diese Hautnerven steigen, wie beim Erwachsenen, auch bei dem in Rede stehenden Embryo zunächst unter der Latissimussehne, dann in der Haut selbst noch etwas stärker ab als die höher oben gelegenen Nerven, doch entfällt bei ihnen die Verziehung gegen die Medianlinie, wie sie in diesem Falle höher oben durch den Muskel bedingt wird. Der absteigende Verlauf ihres proximalen Antheiles ist hier durch die caudale Verschiebung der Sehne des M. latissimus bedingt.

Überblicken wir nun die Faktoren, welche auf die Lage und Gestaltung des Hautfeldes eines Intercostalnerven Einfluss nehmen, so sind deren zunächst drei zu berücksichtigen: Skelet, Muskulatur und das Eigenwachsthum der Haut selbst.

Die hier in erster Linie zu erwähnenden Erscheinungen am Skeletsystem sind: das vermehrte Wachsthum der Wirbelsäule gegenüber dem Rückenmark, wodurch die Nervenausstritte an den cranialen Rand der Intervertebrallöcher und damit von der Eintrittsstelle der Nerven, namentlich der Rami posteriores, in die Muskulatur, cranialwärts verschoben werden, dann das caudal gerichtete Wachsthum der Dornfortsätze der Wirbel, wodurch die Rückenmuskulatur und damit die Austrittsstelle der Nerven aus derselben caudalwärts verschoben wird¹, und der Eintritt der Neigung und Kantenkrümmung der Rippen, wodurch auch die Abgangsstellen der Rami laterales und anteriores nach abwärts verschoben werden. Alle diese Faktoren wirken in demselben Sinne; sie verschieben die Verästelung des Spinalnerven gegenüber dem Rückenmarke caudalwärts.

Auf den Einfluss des Muskelwachsthums auf den Nervenverlauf hat schon EISLER [01, pag. 51] hingewiesen; er hat auch hervorgehoben, dass dieser Einfluss schon in den ersten Wochen der Embryonalentwicklung sich geltend machen muss. Er erwähnt, dass die Muskelanlage einen zum Dermatome hinübertretenden Komplex von Nervenfasern vor sich her treiben und einen Umweg der Fasern erzwingen kann; er erwähnt auch, dass die Nerven in einen Spalt des Muskels zu liegen kommen können. Für beides haben wir Beispiele gesehen; doch sind nicht alle Muskelgruppen in gleicher Weise betheiligt. Die Intercostal- und Bauchmuskeln, die auch beim Erwachsenen noch wenig vom segmentalen Typus abgewichen sind, haben keinen nachweisbaren selbständigen Einfluss auf den Nervenverlauf²; sie werden selbst von den soeben angeführten Vorgängen am Skeletsystem beeinflusst. Der Umstand der ventralwärts gegen die Mittellinie zunehmenden Entfernung der einzelnen Intercostalnerven innerhalb der Bauchmuskulatur soll später noch zur Sprache

¹ Dieser Einfluss macht sich selbst an den obersten Thorakalnerven geltend, wo die Haut sogar weniger caudalwärts verschoben sein kann als diese Nervenausstritte, so dass die Nerven in der Haut lateralwärts aufsteigen können (Fig. 2).

² Vielleicht ist ein solcher Einfluss im Verlaufe des zehnten und elften Intercostalis innerhalb des M. rectus abdominis zu erblicken (Fig. 4); der letzte Theil des intramuskulären Verlaufes ist, wie dies auch aus TOLDT [01], Fig. 1215, zu ersehen ist, cranialwärts gerichtet.

kommen; er ist in der Anlage der Bauchmuskulatur aus thorakalen Myotomen bedingt.

Die Rami laterales und anteriores werden auch von Muskeln, welche in ihr Verzweigungsgebiet einwandern, nicht wesentlich beeinflusst, da der Serratus sich mit seinen Zacken von rückwärts zwischen die Rami laterales hineinschiebt und auch der Pectoralis in der Regel keine weitgehende Umlagerung im Gebiete der Rami anteriores bewirkt. Dass der Pectoralis aber gelegentlich ganz ausgiebige Verlagerungen von Hautnerven hervorrufen kann, hat EISLER [01, pag. 50] ausdrücklich betont. Selbst Ventrolateraläste können caudal- und medialwärts bis an den Sternalrand verschleppt werden; durch die Clavicularportion kann auch eine Verschiebung cranialwärts erfolgen.

Der bereits auf pag. 527 und 530 aus einander gesetzte Einfluss der langen Rückenmuskeln auf den Verlauf der Rami posteriores ist kein selbständiger, sondern direkt abhängig von den erwähnten Wachstumsvorgängen am Skelet; anders die breiten Rückenmuskeln. Sie liefern uns wohl das schönste Beispiel des hier in Rede stehenden Vorganges. Latissimus und Cucullaris wandern über den ganzen Thorax caudalwärts; sie legen dabei die zur Haut tretenden Äste mittels ihrer Sehne oder zwischen den Muskelfasern selbst förmlich fest und nehmen sie gegen das Becken zu mit. So verlaufen durch den Einfluss des Cucullaris die medialen Hautäste der Rami posteriores, die beim 17 mm langen Embryo noch cranial-lateralwärts zogen, später unter seinem Einflusse caudalwärts und sind ganz an die Dornfortsätze herangeschoben.

Die größte Verschiebung macht aber die Haut selbst durch. Dass sie der Kantenkrümmung der Rippen zunächst nicht folgt, wurde bei Besprechung des Embryo von 17 mm hervorgehoben; später aber rückt sie ausgiebig caudalwärts. Wir sehen dies am unmittelbarsten an den Rami posteriores; beim Embryo von 17 mm liegt das Ende ihrer medialen Hautzweige noch etwas cranial vom Foramen intervertebrale, später, beim Erwachsenen, um drei bis vier Wirbelhöhen caudal davon. Und daran sind nicht die breiten Rückenmuskeln schuld; die durch den Cucullaris, resp. die Fascia lumbodorsalis bereits hindurchgetretenen Hautäste besitzen noch immer eine schief caudal-lateral gerichtete Verlaufsrichtung.

Diese caudale Verschiebung der Haut ist im Wesentlichen durch das Wachstum der unteren Extremität hervorgerufen. Schon ROSS hat (nach BLASCHKO) die Vorstellung geäußert, dass die Haut durch

die Extremitäten förmlich handschuhfingerförmig ausgestülpt werde, und BOLK [98] hat als »Hilfsmethode« die Annahme gemacht, dass die ursprünglichen Dermatome des Embryo passiv dehnbare, gürtelförmige Zonen von metamerer Anordnung seien, und dass sie durch schnelle Volumszunahme der inneren Muskel- und Skelettheile eine Zerrung und Verziehung erfahren. Die an und knapp neben der Bildungsstelle der Extremität gelegenen Dermatome werden ganz auf die Extremität hinüber- und die benachbarten auf die früher von den ersteren eingenommenen Rumpfabschnitte herangezogen — ein Process, der mit Rücksicht auf das anfängliche Zurückbleiben der Extremitäten gegenüber dem Rumpfe wahrscheinlich erst mit Beendigung des Körperwachsthums seinen vollständigen Abschluss erhält.

BOLK hat dieses Heranziehen von benachbarten Dermatomen für die obere Extremität ausführlich dargestellt; er hat auch darauf hingewiesen, dass der Process »am cranialen Rande (der Extremität) in einem schnelleren Tempo erfolgte als am caudalen Rande«. Es ist dies wohl selbst wieder eine Folge des Umstandes, dass die untere Extremität durch ihre größere Masse auf die Dermatome des Thorax einen überwiegenden Einfluss hat und den der oberen Extremität selbst im oberen Thoraxbereiche nahezu paralytisch. So ist z. B. fast die ganze Rückenhaut caudalwärts in nach unten zunehmendem Ausmaße verschoben, die von den Lumbalnerven versorgten Hautpartien sind größtentheils auf die Extremität hinübergezogen. Es ist ein mehr zufälliges Moment, dass im Bereiche des Cucullaris die Verschiebung der Haut und die Wanderung des Muskels beinahe den gleichen Betrag ausmachen (doch eilt die Haut, wie erwähnt, etwas voraus). Ein ähnlicher Parallelismus findet sich zwischen der Hautverschiebung und den Veränderungen in Form und Stellung der Rippen — obwohl sie im Laufe der Entwicklung (s. vorn, Embryo von 17 mm, pag. 523) nicht immer in gleichem Maße vor sich gehen, führen sie doch schließlich zu dem Resultat, dass die mit den Rippen verlagerten Nerven ihre Hautgebiete ohne subcutane Umwege erreichen. Dann breiten sie sich allerdings in der Haut ohne Rücksicht auf den Verlauf der Rippen aus.

Der von den Autoren für die Verschiebungen der Dermatome auf und gegen die Extremitäten gebrauchte Ausdruck »Dehnung« der Haut ist natürlich nur ein bildlicher; wohl aber dürfte man berechtigt sein, ein annähernd gleichmäßiges, interstitielles Wachsthum der Haut des ganzen Körpers und im Gegensatze dazu ein in

den einzelnen Körperabschnitten sehr verschiedenes, im Bereiche der Extremitäten besonders intensives Wachstum des Skelet- und Muskelsystems anzunehmen.

Dass das Wachstum der Haut übrigens kein völlig gleichmäßiges ist, beweisen die Verschiebungen der Hautsegmente an einander im Bereiche der Extremitäten, die Abtrennung einzelner Segmente von der ventralen und dorsalen Mittellinie (BOLK), so dass hier Segmente an einander stoßen, die ursprünglich durch mehrere andere von einander getrennt waren, und schließlich die gelegentliche Trennung des dorsalen Theiles des Dermatoms vom ventralen am Rumpfe. Trotzdem ist aber gerade am Rumpfe die Verschiebung der Dermatome als Ganzes eine ziemlich reine, ohne wesentliche Änderung ihrer Form und Beziehungen.

Für Wachsthumsvorgänge in der Haut selbst und damit zusammenhängende Verschiebungen lassen sich außer den genannten nur noch wenige Anhaltspunkte ausfindig machen. Hierher dürfte z. B. das Verhalten der medialen Zweige der Rami posteriores zu rechnen sein. Diese endigen ursprünglich ziemlich weit lateral von der Wirbelsäule, in einer Reihe mit den lateralen Zweigen (Fig. 9). Später gelangen sie medialwärts und endigen cranial-medial von den lateralen Zweigen (Fig. 11). Schließlich findet sich ihr Ausbreitungsgebiet knapp neben der Wirbelsäule (Fig. 13). Es ist also anzunehmen, dass im dorsalen Abschnitte des Dermatoms eine Art Umlagerung stattfindet, wenn sowohl laterale als mediale Zweige, die ursprünglich caudal resp. cranial lagen, in denselben gelangen.

Nun wäre noch auf einen ziemlich auffallenden Gegensatz zwischen dorsaler und ventraler Rumpffseite hinzuweisen. Auf der ersteren liegen die Hautzonen um mehrere Segmentbreiten caudal von den aus denselben Segmenten hervorgegangenen Muskel- und Skeletbildungen, auf der letzteren fallen sie mit denselben zusammen. Dies scheint zunächst einen Widerspruch gegen die Annahme der Verziehung der Haut auf die Extremität zu bilden; doch dürfte dasselbe durch folgende Erwägung zu lösen sein: Wie RUGE in einer Reihe von Arbeiten, z. B. [93], ausführlich dargelegt hat, ist aus der Bauchwand durch den phylogenetischen Verkürzungsprocess ein der Lendenwirbelsäule entsprechender Abschnitt nahezu ausgeschaltet worden. Entwicklungsgeschichtlich kommt dies dadurch zum Ausdruck, dass die Bauchwand Anfangs sehr kurz ist (MALL, 98); zur Zeit, wo die peripheren Nervenstämme deutlich verfolgbar werden, steht der craniale Rand der Extremität so weit oralwärts, dass die

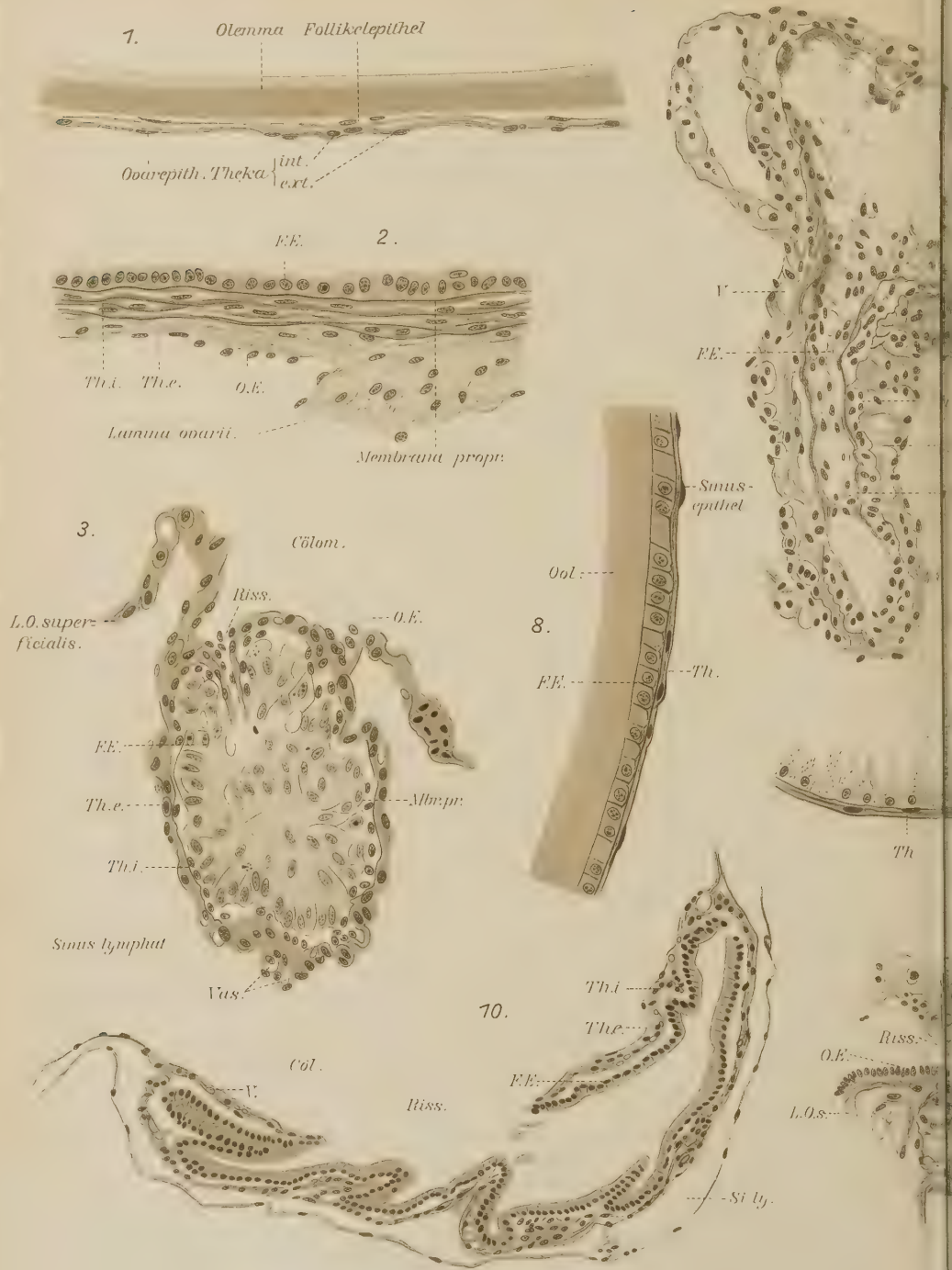
direkte Verlängerung des letzten Intercostalnerven diesen Rand tangiert (BARDEEN und LEWIS, 01, Tafel 4 und 5). Später wächst die muskulöse Bauchwand ganz bedeutend in die Länge, mit dem Eintritte der Beckenneigung wird sie viel länger als das aus denselben Segmenten gebildete Stück der dorsalen Rumpfwand. Dieses starke Eigenwachsthum der tieferen Schichten bewirkt, dass die Haut trotz ihrer Tendenz, dem Zuge der Extremität zu folgen, auf der Unterlage nahezu unverrückt liegen bleibt. Ja die Dermatome verbreitern sich sogar gegen die ventrale Mittellinie, wodurch das ventrale Absteigen derselben zu Stande kommt; die letztere Erscheinung haben schon BOLK [97] und HEAD und CAMPBELL [00] auf die Beckenneigung zurückgeführt.

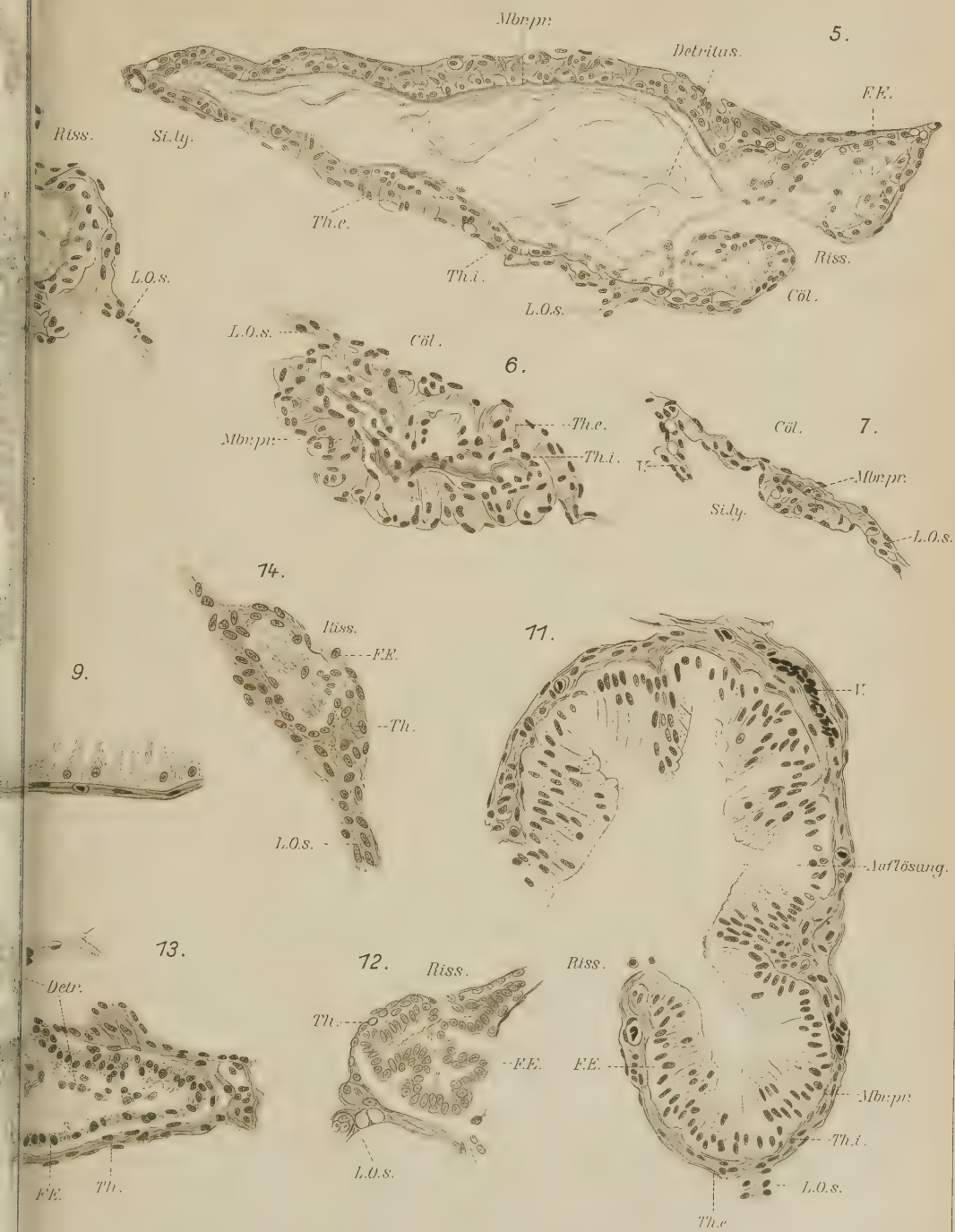
Eine ganze Reihe von Faktoren wirkt, wie hier dargelegt wurde, auf die Verschiebung der Haut und den Verlauf ihrer Nerven; einer der auffallendsten Befunde ist wohl die Mitnahme der Nerven durch wandernde Muskeln. Alle diese Faktoren, Skelet- und Muskelwachsthum, das Hervorsprossen der Extremität und der Eintritt der Beckenneigung führen aber schließlich zu dem Gesamteresultat, dass die ursprüngliche Form des Dermatoms im Thoraxbereiche annähernd erhalten und nur caudalwärts verschoben ist. Dass sie dabei noch immer gerade senkrecht zur Körperachse bleibt, unbeeirrt durch verschiedene Stellung und Neigung der tiefer gelegenen Skelet- und Muskelemente, ist im Wesentlichen in dem annähernd gleichmäßigen interstitiellen Wachsthum der Haut und in seiner Unabhängigkeit von dem der tieferen Schichten begründet.

Litteraturverzeichnis.

01. BARDEEN, CH. R. and LEWIS, W. H., Development of the limbs, body-wall and back in Man. *Americ. Journal of Anat.* Vol. I.
98. BLASCHKO, A., Beiträge zur Topographie der äußeren Hautdecke. *Archiv für Dermatologie und Syphilis.* Bd. XLIII und XLIV. (Festschrift für A. PICK.)
97. BOLK, L., Een en ander uit de segmentaal-anatomie van het menschelijk lichaam. *Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde.* Deel II. No. 10.
98. --- Die Segmentdifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. *Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers.* II. *Morpholog. Jahrbuch.* Bd. XXVI.
99. BRISSAUD, E., La métamérie dans les trophoneuroses. *Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière.* Tome XII.

01. EISLER, P., Der Musculus sternalis, seine Ursache und Entstehung, nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. III.
88. EICHHORST, H., Verbreitungsweise der Hautnerven beim Menschen. Zeitschrift für klinische Medicin. Bd. XIV.
96. GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Aufl.
98. HEAD, H., Die Sensibilitätsstörungen der Haut bei Visceralerkrankungen. Deutsch herausgegeben von Dr. W. SEIFFER. Berlin.
00. HEAD, H. and CAMPBELL, A. N., The pathology of herpes zoster, Brain. Vol. XXIII.
79. HENLE, J., Handbuch der Nervenlehre des Menschen. Braunschweig.
96. KOCHER, Die Läsionen des Rückenmarks bei Verletzungen der Wirbelsäule. Mittheilungen aus den Grenzgebieten der Medicin und Chirurgie. I. 4.
97. LANGER-TOLDT, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Aufl. Wien.
98. MALL, F. P., Development of the ventral abdominal walls in Man. Journ. of Morphology. Vol. XIV.
01. MERKEL, FR., Vierte Auflage von J. HENLE's Grundriss der Anatomie des Menschen. Braunschweig.
98. MERTENS, V. E., Über die Hautzweige der Intercostalnerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XIV.
82. QUAIN's Elements of Anatomy. 9th edition, by A. Thomson, E. A. Schäfer, G. D. Thane. London.
93. RAUBER, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig. (4. Aufl. von QUAIN-HOFFMANN.)
88. ROSS, J., The segmental distribution of sensory disorders. Brain. Vol. X.
61. RÜDINGER, N., Atlas des peripherischen Nervensystems des menschlichen Körpers. Stuttgart.
93. RUGE, G., Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Der Musculus rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX.
71. SAPPEY, Traité d'anatomie descriptive. Tome 3. Paris.
93. SHERRINGTON, CH. S., Experiments in Examination of the Peripheral Distribution of the Fibres of the Posterior Roots of some Spinal Nerves. Philosoph. Transact. of Royal Soc. London. Vol. CLXXXIV.
93. THORBURN, W., The sensory distribution of spinal nerves. Brain. Vol. XVI.
01. TOLDT, C., Anatomischer Atlas für Studierende und Ärzte. Lief. 6. 2. Aufl.
56. VOIGT, CH. A., Über ein System neu entdeckter Linien an der Oberfläche des menschlichen Körpers und über die Hauptverästelungsgebiete der Hautnerven, nebst der Art der Vertheilung der Hauptnerven in denselben. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. XXII.
64. ——— Beiträge zur Dermato-Neurologie. Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. XXII.
00. WICHMANN, R., Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge. Berlin.





Dotterzelle

Fig 16

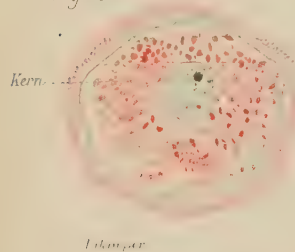


Fig 15



Fig 18.

Leukocyt

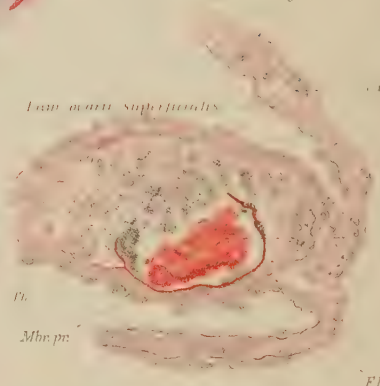


Fig 17

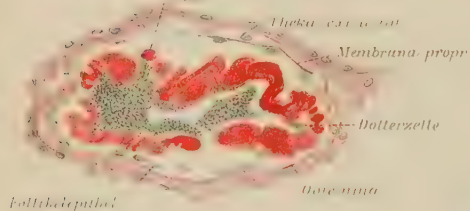


Fig 19.

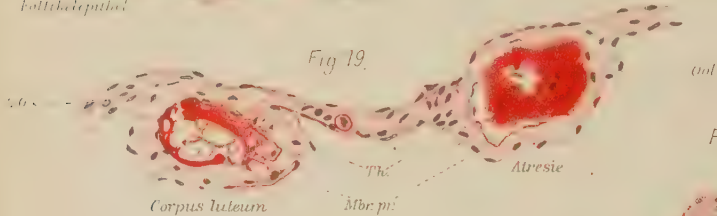


Fig 24

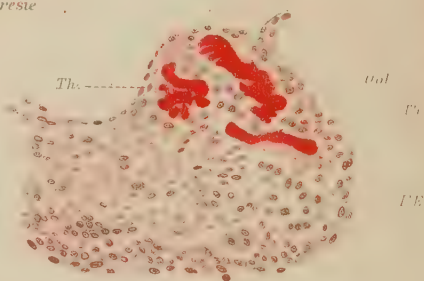


Fig 25

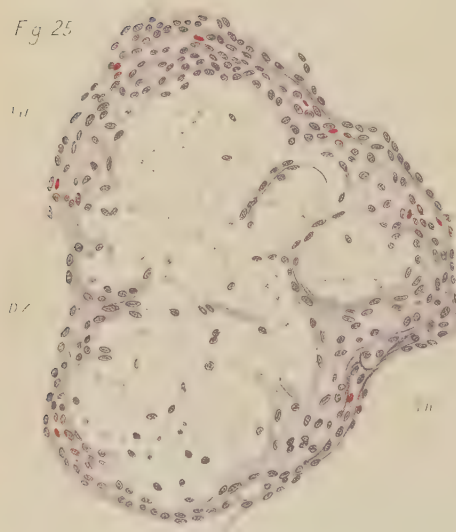


Fig 26

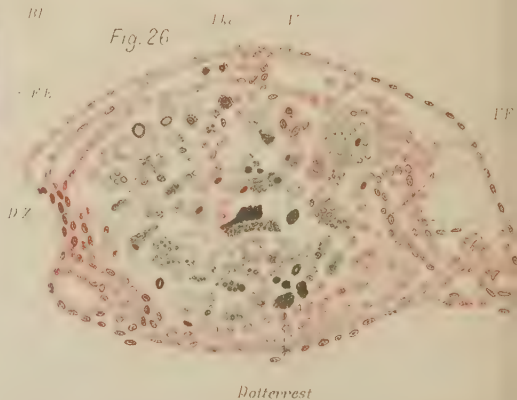


Fig 20

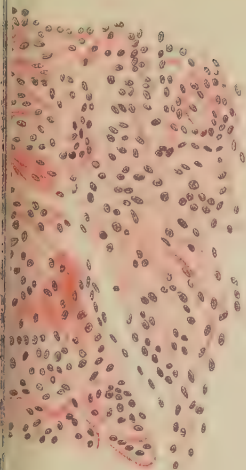


Fig 21

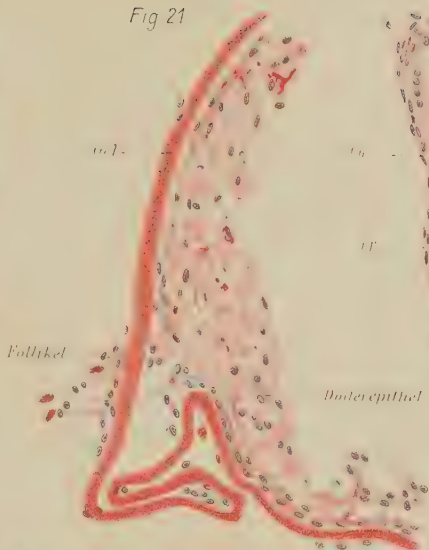


Fig 28



Fig 23

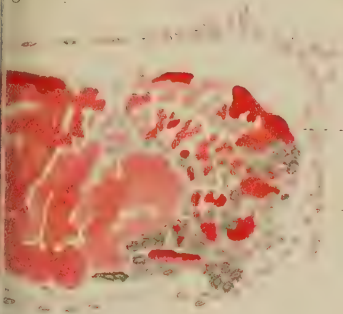


Fig 29

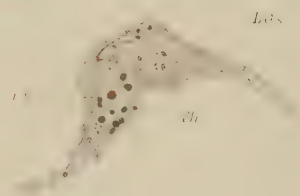


Fig 30



Fig 22

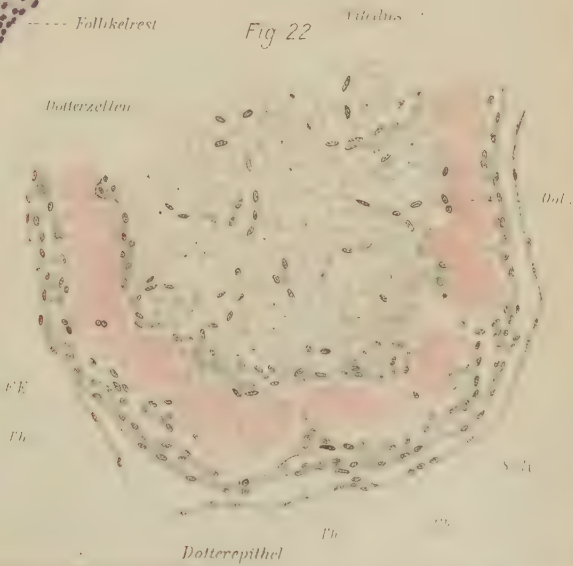


Fig 27



Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten.

Von

Dr. Albert Fleischmann

in Erlangen.

Einleitung.

Obwohl die Existenz der Kloake bei den Sauropsiden und Monotremen, sowie ihr embryonales Auftreten und ihre Verdrängung durch neue Differenzirungen bei den placentalen Säugethieren für alle stammesgeschichtlichen Spekulationen vom höchsten Werthe und in der descendenztheoretischen Beweisführung oft genug erwähnt ist, wurden in den letzten Jahrzehnten keine vergleichenden Studien über den Endabschnitt des Darmes und die Begattungsorgane angestellt. Unsere Ansichten gründen sich immer noch auf die Gedanken, welche RATHKE und JOH. MÜLLER im ersten Drittel des neunzehnten Jahrhunderts an einem unzureichenden Materiale entwickelt haben. Zudem sind die Angaben in den verbreiteten Lehr- und Handbüchern voll von Widersprüchen, und es ist unmöglich, durch bloßes Studium der Litteratur sich ein anschauliches Bild der wirklichen Verhältnisse zu erwerben. Nachdem alljährlich einige Vorlesungsstunden mir den Mangel moderner Arbeiten vor die Seele geführt hatten, ließen mich die Vorstudien zu den Vorträgen, welche unter dem Titel: »Die Descendenztheorie« in Buchform erschienen sind, die große auf diesem Gebiete bestehende Unklarheit lebhaft empfinden. Ich fasste daher den Plan, durch eine umfassende Vergleichung eine sicher begründete Ansicht zu suchen. Dabei leitete mich von vorn herein die bestimmte Überzeugung, dass Kloake und Begattungsorgane sämtlicher Amnioten einheitlichen Stiltypus besitzen müssen, weil Reptilien, Vögel und Säugethiere eine ungeheuer große Zahl von übereinstimmenden Organisationsmerkmalen aufweisen. Da meine

Zeit durch Amtsgeschäfte sehr in Anspruch genommen ist, habe ich drei meiner Schüler, Dr. PAUL UNTERHÖSSEL, Dr. CARL POMAYER und Dr. KARL HELLMUTH veranlasst, einzelne Kapitel zu bearbeiten, während ich selbst den Faden der Untersuchung in der Hand hielt, die Präparate meiner Schüler genau prüfte und deren Deutung nach vergleichenden Gesichtspunkten überwachte. Das Resultat der gemeinsamen, genussreichen Arbeit lege ich jetzt den Fachgenossen als Grundlage weiterer Untersuchungen vor, weil für den ferneren Fortschritt fremde Kritik nothwendig erscheint. Bei dieser Gelegenheit kann ich nicht unterlassen, mein Bedauern darüber auszusprechen, dass durch die Schwierigkeit, das passende Beobachtungsmaterial von selteneren Arten zu beschaffen, zahlreiche Lücken in der nachfolgenden Darstellung entstanden sind.

Während unserer Studien hat es sich als nothwendig herausgestellt, alt gewohnte anatomische Termini durch neue zu ersetzen, um die Nomenklatur der besseren Erkenntnis anzupassen. Statt der ganz schlechten Bezeichnung: Kloake gebrauchen wir nach GADOW's Vorgang die Ausdrücke Urodäum und Proktodäum; sie sind an den passenden Stellen genau definirt. Auch der Begriff »Penis« giebt bei vergleichenden Betrachtungen zu Missverständnissen Anlass, darum habe ich das neuerdings von GEGENBAUR vorgeschlagene Wort: Phallus aufgenommen, um eine allen Amnioten gemeinsame, morphologisch gut charakterisirte Differenzirung der vorderen Afterlippe zu bezeichnen, welche eine wichtige Rolle bei der Begattung spielt, aber nicht dem Penis im Sinne der menschlichen Anatomie entspricht.

Die Beschreibung der thatsächlichen Verhältnisse ist in den nachfolgenden Kapiteln immer unter der Voraussetzung redigirt, als schaute der Beobachter die linke Seite des auf den Extremitäten stehenden Thieres an; auch die Lagebezeichnung der embryonalen Stadien ist im gleichen Sinne gedacht.

I.

Die Eidechsen und Schlangen.

Von

Dr. Paul Unterhössel,

prakt. Thierarzt aus Broich-Mülheim-Ruhr.

Mit Tafel VIII und 4 Figuren im Text.

Es ist eine sonderbare Thatsache, dass im Laufe des 19. Jahrhunderts zahlreiche Untersuchungen über die Form und Entwicklung der Aftergegend bei Säugern angestellt wurden, während die gleichwerthige Region bei Reptilien kaum geprüft wurde und man sich damit begnügte, in allen Lehrbüchern die Bemerkung zu wiederholen, dass den Reptilien eine Kloake zukommt.

Zwar verdanken wir BRAUN (3), BALFOUR (1), GADOW (8), C. K. HOFFMANN (10 und 11), LEYDIG (12 und 13) und DISSELHORST (7) die Beschreibung mancher interessanten Einzelheit; eine planmäßige Untersuchung ist jedoch bisher nicht unternommen worden. Desshalb folgte ich gern der Aufforderung meines hochverehrten Lehrers Prof. Dr. FLEISCHMANN, Enddarm und Aftergegend der Reptilien einer sorgfältigen morphogenetischen Analyse zu unterziehen, und dadurch die Grundlage für eine rationelle Vergleichung dieser Körperregion bei den Amnioten zu schaffen.

Für die Überlassung dieses Themas, die vielfache Anregung und fördernde Unterstützung meiner Studien sage ich Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN auch an dieser Stelle herzlichen Dank.

I.

Die Kloake der Eidechsen und Schlangen.

a. Historische Übersicht.

Da die Untersuchungen dieser Gegend sehr spärlich sind und die bisherigen Kenntnisse mehr durch gelegentliche Beobachtungen als durch zielbewusste Arbeit gefördert wurden, so kommt von allen

Vorarbeiten nur die Abhandlung GADOW's (8) in Betracht. Er hat es zuerst unternommen, den Endabschnitt des Darmes nach vergleichenden Gesichtspunkten zu betrachten und eine der modernen Auffassung entsprechende Nomenklatur zu schaffen, an der es leider bis heute mangelt, weil seine Abhandlung von den Fachgenossen kaum beachtet worden ist. Dadurch wird aber das Verdienst nicht geschmälert, dass GADOW endgültig mit dem traditionellen, unklaren Begriffe »Kloake« gebrochen hat, unter welchem man gewöhnlich den am After geöffneten gemeinsamen Raum versteht, in den der Enddarm, die Allantois, sowie die Harn- und Geschlechtsgänge einmünden.

Diese Definition entspricht durchaus nicht der Wirklichkeit, denn die genauere Untersuchung der morphologischen und embryologischen Thatsachen zeigt eine viel weiter gehende Gliederung des Darmes in deutlich geschiedene und begrifflich streng aus einander zu haltende Abschnitte.

Zunächst sind Aftergrube und Enddarm unabhängige Bildungen. Schon BALFOUR (1) hat darauf hingewiesen, dass bei allen Vertebraten der blindgeschlossene Kloakenabschnitt des Darmkanals, die primitive Kloake, welche auch die Urogenitalgänge aufnimmt, durch Vermittelung einer Epiblasteinstülpung, das Proktodäum (Vestibulum cloacae s. anal chamber) zugänglich wird, indem die ursprüngliche, vom Epiblast der Haut und dem Hypoblast der primitiven Kloake gebildete Scheidewand beider Räume noch während der Embryonalzeit durch Resorption schwindet. Da man aber die Thatsache wenig beachtet hatte, herrschte lange die Meinung, die anfängliche Grenze zwischen Aftergrube und primitiver Kloake verwische sich bei den meisten Arten.

GADOW wies dann bei Sauropsiden nach, dass diese Ansicht nicht für alle Arten der genannten Klassen der Regel entspreche. Er fand die Grenze zwischen After und Kloake durch eine Falte gekennzeichnet, welche entweder vollständig oder schwächer entwickelt ist, und nur bei den höheren Säugern nicht mehr vorhanden zu sein scheint (vgl. Textfig. 1). Außer der Afterfalte, wie ich sie künftig schlechtweg nennen will (GADOW bezeichnet sie als Falte *F*), hat er eine zweite, ins Lumen des Enddarmes vorragende Falte, etwas weiter vom Aftermunde als jene entfernt gefunden (GADOW nennt sie Falte *rc*), und vermittels der beiden Falten am Darmende drei Abschnitte unterschieden:

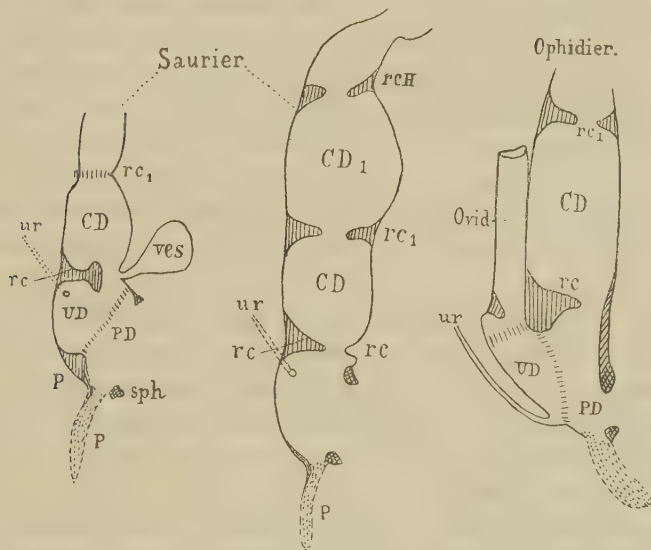
a. das ektodermale Proktodäum (Vestibulum cloacae, anal

- chamber, chambre copulatrice, bourse du prépuce, bourse de copulation, vestibule génito-excrémentitiel) Fig. 1 *PD*;
 b. das entodermale Urodäum (primitive cloaca, urinogenital chamber, vessie urinaire, canal urétrosexual) Fig. 1 *UD*;
 c. das entodermale Koprodäum (poche vestibulaire du rectum vestibule rectal) Fig. 1 *CD*.

Von dem Verhalten derselben giebt GADOW folgende Schilderung:

»Wenn man bei Sauriern die Afteröffnung durch Zerren erweitert, sieht man an der Innenseite des Sphincter ani (Fig. 1 *sph*)

Fig. 1.



Schematische Längsschnitte durch die Kloake der Saurier und Ophidier nach GADOW. *CD* Koprodäum, *F* Afterfalte, *Ovid* Oviduct, *P* Penis, *PD* Proktodäum, *rc* Grenzfalte zwischen Urodäum und Koprodäum, *rc1* Grenzfalte zwischen Koprodäum und Rectum, *sph* Sphincter ani, *ur* Ureter.

zwei mehr oder weniger horizontal verlaufende, große dreieckige Falten, welche an der medialen Wurzel eines jeden Penis (Fig. 1 *P*) entstehen und sich von der ventralen Mittellinie zum ventralen vorderen Rand des Afterns ausdehnen. Durch diese Falten in Gemeinschaft mit dem Sphincter ani wird der Raum begrenzt, welcher während der Entwicklung durch ektodermale Einsenkung entsteht und Vestibulum oder Proktodäum (Fig. 1 *PD*) genannt wird; in ihn münden die Penisschläuche und Afterdrüsen. Während die Falten bei den meisten Arten kräftig vorspringen, sind sie bei Monitor

nicht besonders deutlich, und die Grenze kann hier nur künstlich gezogen werden.

Jenseits der proktodäalen Falten folgt ein mittlerer, etwas größerer Abschnitt des Darmes (Fig. 1 *UD*), der weiter innen gegen das Rectum durch eine ringförmige, ventral sehr niedrige, dorsal aber hohe und dicke Falte (Fig. 1 *rc*) begrenzt wird.« GADOW nennt ihn das Urodäum und hebt für diese Darmkammer eine mit der starken Entfaltung der dorsalen Falte korrespondirende und ziemlich beträchtliche Rückenausbuchtung hervor, in welcher die Urogenitalkanäle, d. h. WOLFF'scher Gang, MÜLLER'scher Gang und Ureter münden. An der Ventralseite, nahe der vorderen (oralen) Grenzfalte mündet die Harnblase (Fig. 1 *ves*), wenn eine solche überhaupt ausgebildet ist. Dem Urodäum reiht sich oralwärts noch ein dritter, sehr geräumiger Abschnitt des eigentlichen Rectums, die Kothkammer oder das Koprodäum (Fig. 1 *CD*) an, das vom Urodäum sowohl als auch vom Mastdarme durch je eine starke und hohe, halbmondförmige Falte (Fig. 1 *rc* und *rc*₁) geschieden ist. Aus einer Erweiterung des Enddarmes entstanden, ist die Innenwand der Kothkammer oftmals mit nahezu derselben Schleimhaut wie der übrige Enddarm bekleidet.

Also springen in das Lumen des Enddarmes drei kreisförmige Falten vor, und zugleich ist die ringförmig verlaufende Muskulatur dieser Stellen ziemlich stark entwickelt. Bei manchen Sauriern findet sich oberhalb des Koprodäum noch eine vierte Erweiterung des Darmschlauches (Fig. 1 *CD*₁), indess ist sie viel kleiner als die vorgenannten Kammern.

Das Koprodäum stellt im Allgemeinen den zur Ansammlung der Exkremente bestimmten Raum dar; in das Urodäum bzw. die Harnblase wird der Urin geleitet, aber bei den Vögeln, Eidechsen und Schlangen steigt derselbe aus dem Urodäum in das nächst höher gelegene Koprodäum auf, um sich mit den Fäkalmassen zu mischen. Das Koprodäum übernimmt also, wie GADOW sich ausdrückt, die physiologische Funktion einer Kloake.

Die eben geschilderten Darmkammern sind in den verschiedenen Abtheilungen der amnioten Wirbelthiere ungleichmäßig ausgebildet. Mein Referat bezog sich nur auf das von GADOW beschriebene Verhalten der Saurier, und ich muss jetzt die Befunde bei anderen Gruppen nachtragen:

»Was die Schlangen anlangt, so ist das Koprodäum ein geräumiger, zarter, mit dünner Wand versehener Abschnitt, welcher

gegen das übrige Rectum durch eine dünne, hohe Kreisfalte (Fig. 1 rc_1) und gegen das Urodäum durch eine dicke, von der dorsalen Wand vorspringende, halbmondförmige Falte (rc) abgegrenzt ist.

Das Urodäum zeigt eine dorsale Ausbuchtung, in welche sich die Geschlechtsgänge und Ureteren öffnen (die Harnblase fehlt bekanntlich). Es ist durch horizontale oder schräge dorsolaterale Falten vom Proktodäum geschieden, dessen hinterer dorsaler Wand die Penisschläuche ansitzen, lateral münden die Ausführgänge der Afterdrüsen ein. Hatteria bildet einen Typus für sich, zeigt aber Übereinstimmung mit den Eidechsen.«

Obwohl bei den Vögeln die Unterscheidung der Darmkammern ziemlich bedeutende Schwierigkeiten bietet wegen der großen Verschiedenheit der Trennungsfalten, lassen sich die drei oben bezeichneten Abschnitte nachweisen. Das Urodäum ist schmal und nimmt an seiner dorsalen Wand die Harn- und Geschlechtsgänge auf. Die Grenzfalte gegen das Koprodäum ist ringförmig und springt an der ventralen Wand stärker vor. Die Grenzfalte gegen das Proktodäum ist wohl ausgebildet, dorsal und lateral besonders entwickelt. Zwischen ihr und der äußeren Analöffnung liegt ein Raum, welchen GADOW dem Proktodäum der anderen Amnioten homologisirt. Er birgt das Begattungsorgan und communicirt mit dem Drüsensacke der Bursa Fabricii. Das Koprodäum der meisten Vögel bildet eine ovale Erweiterung des Rectums von bedeutender Größe. Es ist bei vielen Carinaten und bei Struthio durch eine wohl entwickelte Ringfalte vom Rectum geschieden. Der Urin steigt wie bei den Eidechsen und Schlangen aus dem schmalen Urodäum in das Koprodäum empor, durch welches auch der Koth passirt. Wenn die Fäkalmassen weich sind, z. B. bei den Raubvögeln, Enten, Reiheru und Wasserraben, so sammeln sie sich sammt dem Urin in dem geräumigen Koprodäum und verleihen ihm den physiologischen Werth einer Kloake. Festere Exkremente bei anderen Arten werden dagegen im Rectum oral vor dem Koprodäum zurückgehalten.

Bei Krokodilen erscheint der morphologische Typus in so fern geändert, als Urodäum und Koprodäum nur bei jugendlichen Individuen getrennt sind und später zu einem gemeinsamen Raum verschmelzen, der, ausschließlich für die Zurückhaltung von Harn bestimmt, niemals Fäces enthält und kein Homologon in einer anderen Gruppe besitzt. Die Aftergrube zeigt keine Besonderheiten, sie zeichnet sich nur durch stärkere Entwicklung der längsverlaufenden Muskeln aus. Ihre dorsale Wand ist viel länger als die

ventrale, wie bei allen Thieren, welche eine längliche Afteröffnung besitzen.

Bei den Schildkröten ist die Kothkammer des Enddarmes weder durch eine Grenzfalte, noch durch ihre Erweiterung zu erkennen. Die Grenze gegen das Urodäum dagegen ist durch einen deutlichen, ringförmigen Sphinkter gegeben. Das Urodäum selbst zeigt eine unvollständige Theilung, indem die Genitalgänge und Ureteren in dessen ventrale Hälfte, den mit der Harnblase kommunizierenden Urogenitalsinus münden. Derselbe ist von dem dorsalen Theil des Urodäums, oder wie GADOW sagt, von der Kloake getrennt und kann am lebenden Thiere durch Zusammenschluss der Falten vollkommen abgesperrt werden. Also zerfällt das Urodäum in zwei Abschnitte zur getrennten Ausführung von Harn und Fäces und hindert dadurch die Mischung derselben in einer gemeinsamen Kammer. Harn- und Kothentleerung sind getrennte Vorgänge und verlaufen unabhängig von einander. In die dorsale Fäkalhälfte des Urodäums öffnen sich bei den amphibischen Emydes und Chelydae große paarige Analsäcke.

Mit den Schildkröten stimmen die Monotremen überein. Die Unterschiede liegen hauptsächlich in der relativen Größe des Urodäums und Proktodäums und ferner darin, dass der Penis in eine Seitentasche des Proktodäums verlagert ist.

Bei den meisten Placentalien ist das Urodäum definitiv in eine dorsale Fäkal- und eine ventrale Urogenitalkammer durch eine Scheidewand zerlegt, und eben so ist das Proktodäum in zwei Gruben als Mündungsstellen für die Koth- und Harngeschlechtswege getrennt. Das Koprodäum ist überhaupt nicht differenzirt.

b. Eigene Untersuchungen.

Meine Studien ergaben im Großen und Ganzen die Bestätigung der von GADOW geäußerten Ansichten. Es gereicht mir zur besonderen Befriedigung, dem Scharfblick des ausgezeichneten Forschers die verdiente Anerkennung hier auszusprechen.

Da die ersten Sektionen am Beginn meiner Untersuchungen mich überzeugten, dass die Unterscheidung des Koprodäums, Urodäums und Proktodäums bei reifen Individuen wegen der starken postmortalen Kontraktion der After- und Darmmuskulatur und der dadurch in der Schleimhaut entstehenden reichen Fältelung außerordentlich großen Schwierigkeiten begegnet, wandte ich mich dem Studium der

Embryonen zu in der Hoffnung, die Gliederung deutlicher zu erkennen, und meine Erwartung ist nicht getäuscht worden. Während der Embryonalzeit ist die Ausdehnung und Form der Darmkammern weit schärfer ausgesprochen als an ausgewachsenen Individuen, wo man sie nur versteht, wenn einem die früheren Zustände ihrer Bildungsgeschichte bereits bekannt sind. Gerade durch die Schilderung, wie die Endkammern des Darmes bei den Reptilien gebildet werden, hoffe ich ein genügendes thatsächliches Material vorzuführen, welches gestattet, außer den von GADOW zur begrifflichen Trennung benutzten Falten, den typischen Stilcharakter der Darmkammern zu erfassen und die noch nicht ganz bestimmte Ansicht GADOW's über allen Zweifel zu sichern.

Äußere Rücksichten zwangen mich, meine Untersuchungen auf Schlangen zu beschränken, doch konnte ich einige Saurier zum Vergleich heranziehen, mit denen ich meine Schilderung beginnen will, weil die einzelnen Abschnitte des Enddarmes bei denselben am deutlichsten gegen einander abgeschieden und am markantesten geformt sind.

1. *Platydictylus guttatus*.

Zur allgemeinen Orientirung über die einzelnen Abschnitte eignet sich am besten ein Embryo im mittleren Entwicklungsstadium, und ich beginne mit der Beschreibung eines solchen von *Platydictylus guttatus* (5,4 cm Schnauze—Schwanzspitzenlänge). Dabei gehe ich vom Urodäum aus, weil dieser Abschnitt durch seine blasenförmige Gestalt am meisten auffällt, und weil sich auf diese Weise die Lagerungsverhältnisse der übrigen Abtheilungen am bequemsten schildern lassen.

Das Urodäum (Taf. VIII Fig. 1) ist außerordentlich lang gezogen und durch eine Verengerung, ungefähr in der Mitte seiner Längenausdehnung, ziemlich deutlich in zwei Hauptabschnitte geschieden, von denen der hintere (*St*) dorsoventral abgeflacht ist, während der vordere (*K*) gerade in dieser Richtung eine sehr starke Entfaltung aufweist, ohne dass die laterale Ausdehnung dadurch beeinträchtigt wurde. Mit anderen Worten: Am Urodäum fallen drei hinter einander liegende Zonen auf; die vorderste (*K*) ist blasig aufgetrieben, die mittlere (*J*) bildet eine kurze Einschnürung, die hinterste (*St*) ist flach und trichterförmig gegen den queren After verbreitert. In der nachfolgenden Darstellung werde ich sie kurz als Kammer (*K*,

Fig. 1), Isthmus (*I*, Fig. 1) und Endstiel oder kurzum Stiel (*St*, Fig. 1) bezeichnen.

Der Isthmus giebt eine scharfe Grenze von zwei Formgebieten des Urodäums an. Die oral vor dem Isthmus gelegene Kammerzone des Urodäums ist geräumig, sie bläht sich sowohl lateral als auch besonders in dorsoventraler Richtung auf, jedoch so, dass die eigentlichen dorsalen und ventralen Bezirke ihrer Wand verhältnismäßig schmal, hingegen die orale und anale Wand dieses Abschnittes außerordentlich groß sind und mächtig gebogen verlaufen (vgl. Fig. 1). Die Eigenart der Gestalt fällt an einem medialen Längsschnitt besonders auf. Man sieht, dass die orale und anale Wand bogenförmig gekrümmt und fast parallel verlaufen, ventralwärts konvergiren sie, dorsalwärts entfernen sie sich von einander, so dass die dorsale Decke breiter wird. Der oral-anale Abstand beider Wände ist freilich nicht besonders groß. Das Lumen dieses Abschnittes entwickelt sich eben mehr in dorsolateraler Richtung und weitet sich dorsal so stark aus, dass man sogar sagen kann, die Kammer des Urodäums besitzt zwei symmetrische dorsolaterale Ausbuchtungen, die Urogenitaltaschen, in welche die Harn- und Geschlechtsgänge einmünden und zwar so, dass am meisten cranial die Öffnung des MÜLLER'schen Ganges, während etwas mehr caudal davon das gemeinsame Endstück des WOLFF'schen Ganges und des Ureters sich befindet (Fig. 1). Der ventrale Theil der Kammer verengt sich unter schwacher Krümmung und geht allmählich ohne scharfe Grenze in den dünnen Stiel der Allantois über.

Die hintere abgeflachte Zone oder der Stiel des Urodäums zeigt die Neigung stark lateral zu wachsen und gegen die Aftergrube breiter zu werden. Ihre dorsale Wand ist leicht gewölbt, die ventrale indess zieht fast gerade nach hinten. Man kann diesen Abschnitt bei der Betrachtung von der Dorsalseite her wirklich einem dreieckigen Flachschlauch vergleichen, dessen Spitze am Isthmus, dessen Basis am Proktodäum liegt; seine Verbreiterung ist verständlich, weil der letzte Abschnitt des entodermalen Darmschlauches an die in transversaler Richtung breit gedehnte Afteröffnung stößt und naturgemäß die Form derselben vorbereiten muss. Das erhellt durch den Vergleich mit Krokodilen oder Schildkröten, deren Afterspalt mehr oder weniger rund ist, denn dort stellt auch der letzte Abschnitt des Urodäums einen rundlichen Kanal dar.

Eine kaum bemerkbare Einschnürung, auf dem Längsschnitte (Fig. 1 *w*) als zwei niedrige, von der dorsalen und ventralen Wand

vorspringende und schräg konvergierende Wülste auffallend, scheidet den Stiel des Urodäums von dem Proktodäum. Letzteres bildet eine seichte ektodermale Einsenkung an dem caudalen Abfalle einer schwachen Erhebung der ventralen Körperwand und dehnt sich lateral stark aus. Es ist caudalwärts von einer niedrigen, schmalen (*cl*) und oralwärts von einer wulstigen Querlippe (*ol*) begrenzt, an deren seitlichem Rande die Phalluszapfen vorragen.

Während man in diesem Stadium zwischen dem Stiel des Urodäums und der Aftergrube keine scharfe morphologische Abgrenzung wahrnehmen kann, trifft dies für die Einmündung des Enddarmes nicht zu, denn der cylindrische Enddarm setzt sich deutlich von der urodäalen Kammer ab und zeigt sogar eine merkliche Verengung seines Lumens, ehe er in die Kammer eintritt. Dieses enge und kurze Verbindungsstück hängt ungefähr mit der Mitte der oralen Kammerwand zusammen. Oral vor dem Kommunikationsrohre ist das Lumen des Enddarmes auf eine 1,4 mm lange Strecke stark erweitert und lässt einen sackartigen Abschnitt erkennen, welchen GADOW als Koprodäum bezeichnet. Der eigentliche Enddarm hebt sich von dieser Kothkammer durch seine cylindrische Gestalt und schmale Lichtung ab. Das Lumen der Kothkammer ist nicht einfach, sondern durch zwei halbmondförmige, laterale Wülste unvollkommen in zwei Räume getheilt. Die beiden Falten stehen etwas verschoben gegen einander; die rechte zieht mehr anal als die linke. Gegen die dorsale und ventrale Medianlinie verstreichen beide allmählich.

Nicht bloß durch ihre morphologische Ausbildung, sondern auch durch die histologische Beschaffenheit sind die eben beschriebenen Darmabschnitte leicht zu unterscheiden, da die normalerweise die Darmwand zusammensetzenden Schichten in den verschiedenen Abschnitten sehr ungleich ausgebildet werden. Das einschichtige, hochcylindrische Epithel des Enddarmes und der Kothkammer büßt im Verbindungsstück gegen die urodäale Kammer an Höhe ein und weicht in der letzteren selbst einem mehrschichtigen Plattenepithel, welches bis zur Aftergrube herrscht und ohne Grenze in die verhornte Epidermis übergeht.

Das Bindegewebe der Darmschleimhaut, gegen die Submucosa durch eine deutliche Längsmuskellage (*Muscularis mucosae*) abgegrenzt, ist sowohl im Enddarm wie im Koprodäum sehr mächtig. Die Submucosa dagegen, welche im Enddarm als eine außerordentlich starke Lage auftritt, verliert schon im Koprodäum um mehr als die Hälfte an Dicke. Während ihre Stärke im Enddarm

0,02 mm beträgt, misst dieselbe im Koprodäum durchschnittlich 0,005 mm.

Im Urodäum und Proktodäum indess ist das Bindegewebe der Schleimhaut so schwach entwickelt, dass die Unterscheidung der Mucosa und Submucosa kaum durchführbar ist. Die in der vorderen Kammer des Urodäums außerordentlich schwach entwickelte Submucosa wächst im hinteren Abschnitt gegen die Aftermündung allmählich wieder an Stärke, um endlich in das Cutisgewebe des Proktodäums überzugehen. Doch sind die Schichtungsgrenzen so stark verwischt, dass ich bestimmte Maße nicht angeben kann.

Die Ringmuskelschicht des Enddarmes ist 0,005 mm stark, während die Längsmuskelschicht nur 0,003 mm beträgt. Letztere bewahrt im Enddarm, in der Koth- und der vorderen Kammer des Urodäums annähernd gleiche Dicke, die Ringmuskelschicht wird dagegen im mittleren Abschnitt des Urodäums schwächer (0,002 mm). Am Enddarm liegen Ring- und Längsmuskelschicht einander dicht an, am Koprodäum indess sind beide deutlich durch eine schmale Schicht von Bindegewebe getrennt, und die Ringmuskelschicht steigt in die beiden, diesen Abschnitt gliedernden lateralen Falten hinein. Ich brauche nicht besonders zu betonen, dass ich nur solche Falten der Darmschleimhaut an deren Aufbau sich die Ringmuskeln betheiligen, als morphologisch bedeutsam betrachte. An der Grenze zwischen der Kothkammer und dem Urodäum häufen sich die Ringmuskeln zu dichten Lagen. In letzterem zeigen die beiden Muskelschichten die normale Lagebeziehung, aber an den Endabschnitten wird eine regelmäßige Anordnung vermisst.

Die eben beschriebenen allgemeinen Formverhältnisse scheinen sich im Laufe der weiteren Entwicklung wenig zu ändern. Wenigstens hat die Untersuchung eines großen Embryos von *Platydictylus* (7,7 cm lang, von der Schnauze bis zur Schwanzspitze), der zum Ausschlüpfen bereit gewesen sein mochte, kein wesentlich neues Bild gezeigt. Die Gliederung der Darmkammern ist vielleicht noch etwas schärfer ausgeprägt, z. B. die Trennungsfalten im Koprodäum, das Kommunikationsrohr zur urodäalen Kammer etc., weil die glatten Muskeln der Wand an Masse zugenommen haben. Die Schleimhaut des Enddarmes liegt glatt, dagegen erhebt sie sich in beiden Abschnitten des Koprodäums zu zahlreichen Falten. Der hierdurch angezeigte Überschuss an Schleimhaut deutet die Funktion dieses Darmtheiles als einer erweiterungsfähigen Kothkammer an. Die Submucosa des Enddarmes ist nur ventral entfaltet, dorsal dagegen außerordent-

lich zart und schwach. Ventral beträgt ihre Stärke 0,02 mm, dorsal 0,002 mm. Im Koprodäum ist die Submucosa allseitig 0,009—0,01 mm stark. Der Stiel des Urodäums ist von einer ringförmigen Drüsenmasse umgeben, welche aus kurzen tubulösen Schläuchen besteht.

2. *Anguis fragilis* (Taf. VIII Fig. 2).

Aus der Unterordnung der Brevilingua habe ich die Blindschleiche untersucht und den gleichen Stiltypus konstatirt. Ein Vergleich der Figuren (1 und 2) zeigt ohne ausführliche Erklärung, wie weit die Übereinstimmung geht, bloß die Dimensionen der urodäalen Kammer und des Isthmus sind etwas verschieden. Außerdem zeigt die Kammer des Urodäums die spezifische Eigenart, dass ihre ventrale, in die Harnblase übergehende Zone mehr horizontal verläuft, während die gleichwerthige Portion bei *Platydaetylus* schräg ventral und oral gerichtet ist. Die dorsale Kammerhälfte ist ziemlich stark aufgebläht, die charakteristische Form derselben tritt im Längsschnitt deutlich hervor. Die orale Wand ist noch mehr der analen genähert, so dass die dorsolateral stark aufgetriebene Kammerzone wie ein halbreif förmiger Grat über die Mündung des Enddarmes oralwärts vorspringt und der mediane Längsschnitt der Gestalt einer stark eingekrümmten Sichel gleicht (Fig. 2). An seiner dorsolateralen Wand liegen ähnlich wie bei *Platydaetylus* zwei symmetrische Ausbuchtungen, die Urogenitaltaschen, in welche die Harn- und Geschlechtsgänge einmünden. Das hinterste Ende der WOLFF'schen Gänge hängt jederseits noch mit dem Ureter zusammen, die MÜLLER'schen Gänge sind schon zum größten Theil rückgebildet bis auf ihr hinterstes, hohles Mündungsstück, welches an der vorderen eingedrückten Wand des Urodäums, aber in einem viel mehr ventral streichenden Niveau, weit unter dem WOLFF'schen Gang und Ureter, haftet und an der Fig. 2 nicht sichtbar ist.

Die ventrale Zone des Urodäums zieht als niedriger Schmalsack fast horizontal und ungefähr in der Verlängerung der Längsachse des zum Proktodäum streichenden Darmtheiles, d. h. sie ist nur wenig gegen den letzteren geknickt.

Der Enddarm, dessen Lumen durch Längsfalten eingeengt ist, verläuft schwach gebogen gegen das Urodäum, ohne wie bei *Platydaetylus* in die Mitte der oralen Wand einzustoßen; vielmehr biegt er sich kurz vor dem Urodäum fast rechtwinklig ventral ab und öffnet sich nahe der Einmündungsstelle der Allantois in die hori-

zonale Zone. Da nun die orale Wand des Urodäums, und die dorsale des Enddarmes dicht verschmolzen sind, erscheinen Enddarm und Urodäum durch eine zungenartig in das Lumen vorspringende Falte (Fig. 2 *F*) noch viel schärfer getrennt als bei *Platydaetylus*, doch möchte ich dem Augenschein keine wichtige stilistische Bedeutung beimessen; denn die zungenartige Trennungsfalte (*t* Fig. 2) ist bei *Platydaetylus* ebenfalls gegeben, und der Unterschied zwischen beiden Arten besteht nur darin, dass bei *Platydaetylus* die ventrale Zone gegen die ideale Horizontalebene stärker geneigt ist.

Vor dem Urodäum ist übrigens das Koprodäum angelegt; fehlt ihm auch noch die spätere charakteristische Erweiterung des Lumens, so ist es doch gegen den übrigen, bis zum Blinddarm bezw. zur Einmündung des Mitteldarmes reichenden Enddarm s. str. durch eine scharfe Abkeilung des Darmschlauches abgesetzt; das Koprodäum geht also nicht gerade in den Enddarm über. Die Marke seiner oralen Erstreckung ist nicht durch eine Falte gesetzt, sondern es tritt eine starke Einschnürung des Darmrohres auf, welche an der ventralen Wand des Koprodäums, etwas von dessen vorderem Pole analwärts verschoben liegt. Die Kothkammer ist 2,1 mm lang.

Der enge Isthmus des Urodäums hat ein rundliches und verhältnismäßig langes Lumen, der Stiel ist hier überhaupt nicht zu unterscheiden, denn die hohe dorsale, kammförmige Ausbuchtung mit engem Lumen deutet die Grenze des Proctodäums an (Taf. VIII Fig. 2 *P*), welches durch die stark in die Breite gezogene Afterspalte zugänglich ist. Das Proctodäum verflacht sich gegen die an seiner lateralen Winkelwand hervorragenden Begattungsanhänge allmählich.

Der histologische Bau bietet keine der Erwähnung werthen Einzelheiten.

Die Formverhältnisse des Darmtractus und die topographischen Beziehungen der einzelnen Darmabschnitte sind am erwachsenen Thier (Schnauze-Schwanzlänge 24,5 cm) im Allgemeinen die gleichen wie an dem eben beschriebenen Embryo derselben Art, nur die Gliederung des Enddarmes in Koprodäum und Enddarm s. str. tritt in Folge der stärkeren Erweiterung und der Verlängerung des Koprodäums (es misst 9 mm) schärfer hervor, weil der Enddarm nicht einfach in das Koprodäum übergeht, sondern gegen dasselbe abgeknickt ist und durch einen sehr engen Kanal an der ventralen oralen Wand mündet. Da die Mündungsstelle von starken Ringmuskeln umzogen ist, durch deren Kontraktion ein vollkommener Schluss derselben bewirkt werden kann, so ist die seitliche Verschiebung der Kommunikations-

stelle wohl als Sicherung anzusprechen, um das Rückstauen der im Koprodäum angehäuften Kothmassen in den Enddarm zu verhüten.

Während ich im jüngeren Stadium die sekundäre Kammerung des Koprodäums durch muskulöse Ringfalten, wie ich sie bei *Platydaetylus* (pag. 549) geschildert habe, vermisste, scheidet hier eine starke Ringfalte deutlich einen kürzeren oralen (4 mm langen) und einen etwas längeren analen Abschnitt ab. Im Gegensatz zu *Platydaetylus* ist die Falte einheitlich, indess nicht allseitig gleich stark entwickelt; sie ragt nur dorsal und lateral als kräftiger Kamm vor, ventral bildet sie einen schwachen Wulst. Der Endabschnitt des Koprodäums ist durch sekundäre Ausbuchtungen und Biegungen charakterisirt und geht in analoger Weise wie beim früher beschriebenen Embryo mit engerem, rechtwinklig ventral gebogenem Endstück in das Urodäum über.

Form und Lage der einzelnen Abschnitte des Urodäums sind nicht verändert. In den ventralen, oralen Theil der Kammer mündet die Allantois. Ihre Länge beträgt 8 mm, so dass sie mit ihrem dorso-ventral komprimirten, verbreiterten Blindrande ungefähr in der Höhe der Einmündungsstelle des Enddarmes in das Koprodäum steht. Den Isthmus des Urodäums umgiebt eine Drüsenmasse in Form eines Ringes. Ihre stärkste Ausbildung besitzt dieselbe an der Ventralfläche, dorsal lateral ist sie schwächer. Die zahlreichen Ausführungsgänge münden in den oralen Theil des Stiels. In Struktur und Lage entspricht die Drüse durchaus dem bei *Platydaetylus* beschriebenen Verhalten. Die von schwachem Bindegewebe umwobenen Drüsen-schläuche werden von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet.

Während in jüngeren Stadien das Proctodäum in der direkten Verlängerung des Urodäumstiels liegt, ist das Verhalten am ausgewachsenen Individuum in so fern geändert, als sich gegen die an der Übergangsstelle des Isthmus in die Aftergrube erhebende dorsale Querfalte ein entsprechender kammartiger Wulst der ventralen Wand einschiebt. In Folge dessen ist die Übergangsstelle des Stiels in das Proctodäum spitzwinklig eingeknickt.

3. *Tropidonotus natrix*.

Tropidonotus natrix (Fig. 4). Einjähriges Thier (17,5 cm Schnauze-Schwanzspitzenlänge).

Wegen der Unvollständigkeit des Embryonenmaterials war ich gezwungen, junge Thiere nach dem Winterschlaf zu untersuchen und

fand, dass der Enddarm in ähnlicher Weise gegliedert wird wie in den vorhergehenden Beispielen. Ich werde seine Abschnitte in ihrer natürlichen Reihenfolge beschreiben.

Der histologische Aufbau des Enddarmes drückt die ganz spezifische Sonderstellung der Schlangen innerhalb der Reptiliengruppe eben so deutlich aus, wie die makroskopisch erkennbare Eigenart im Baue ihres Schädels, Skeletes und Lungen etc., denn während er bei *Platydaetylus* und *Anguis fragilis* ein enges dickwandiges Rohr bildet, stellt er sich bei *Tropidonotus* als weiter Schlauch mit dünner Wand dar. Die Schleimhaut ist in dichtstehende, regelmäßig angeordnete, wenig verzweigte Zotten erhoben.

Das Koprodäum ist deutlich nachweisbar, jedoch nicht als eine sackartige Erweiterung wie bei *Platydaetylus*; sein Lumen ist vielmehr nicht weiter als das des vorhergehenden Darmabschnittes, trotzdem fällt es sofort auf, da es vom Enddarm durch eine in das Lumen vorspringende Ringfalte, in die unzweifelhaft Bündel der Ringmuskelschicht eindringen, gegen den eigentlichen Enddarm abgegliedert ist. Die Zottenbildung ist im Koprodäum meines Präparates viel reichlicher als im Enddarm. Ich will es aber unentschieden lassen, ob das zufällig oder typische Regel ist.

Eine sekundäre Gliederung des Koprodäums durch muskulöse Wülste, wie ich sie bei *Platydaetylus* geschildert habe, fehlt. Mit dem Urodäum kommuniziert das Koprodäum in analoger Weise wie bei *Anguis fragilis* durch einen engen und kurzen, schräg anal-ventral gerichteten Verbindungskanal, welcher nicht in die centrale Zone der oralen Wand des Urodäums wie bei *Platydaetylus*, sondern mehr ventral (*K* Fig. 3) mündet. Im Allgemeinen stimmt die Form des Urodäums mit dem bei den anderen Reptilien beschriebenen Zustande überein, nur erscheint seine Höhle durch sekundäre Falten stärker differenziert.

Die Kammer des Urodäums zerfällt in eine größere dorsale bläsige Zone und einen kleineren ventralen Abschnitt. Die Vorderwand der dorsalen Zone ist gegen den Enddarm vorgeneigt und von zahlreichen Fasern der Ringmuskelschicht durchflochten, während die Längsmuskeln vom Koprodäum ungebrochen über die Grenze der beiden Abtheile hinwegziehen. Die dorsale Zone erfährt eine ganz eigenthümliche Modifikation. Von ihrer dorsalen Wand hängt nämlich eine starke mediane Längsfalte tief in das Urodäum hinab, deren Oberfläche durch sekundäre Falten vergrößert ist. Durch diese vorhangartig in das Urodäum hineinragende (in Fig. 4 nicht eingezeich-

nete) Duplikatur wird der dorsale Abschnitt in zwei symmetrische Hälften geteilt, die an flachen lateralen, etwas oralwärts gerichteten Ausbuchtungen, den Urogenitaltaschen, die Ausführungsgänge der Harn- und Geschlechtsorgane aufnehmen.

Der hintere Abschnitt des Urodäums ist relativ kurz, schmal und dorsoventral stark zusammengedrückt, Isthmus und Stiel lassen sich nicht gut unterscheiden. Das Proktodäum ist beim Männchen tiefer als beim Weibchen, dorsoventral stark komprimiert, in die Breite gedehnt und dadurch, sowie durch das verhornte Plattenepithel deutlich von dem engeren Endabschnitt des Urodäums abgesetzt. An der Grenze beider Abschnitte beobachten wir beim Männchen jederseits eine dorsal aufsteigende, lateral plattgedrückte Aussackung (*s*) des Proktodäums, an deren lateraler Seite der Ausführungsgang je einer stark entwickelten Drüse (Prostata v. LEYDIG) mündet, die dem oralen Abschnitt des Urodäums seitlich anliegt (*D* Fig. 4). Der Drüsenkörper besteht aus zahlreichen dicht in einander geschlungenen, von wenig Bindegewebe umspinnenden Schläuchen. Beim Weibchen tritt die homologe Drüse unpaar auf und liegt der hinteren Wand des Urodäums sattelartig auf. Wahrscheinlich verschmelzen ihre ursprünglich symmetrischen Anlagen. Jederseits geht von ihr ein kurzer Ausführungsgang aus, der an der dorsalen Wand des Proktodäums mündet. Ihr Ende liegt der Mündung des Proktodäums viel näher wie beim Männchen.

Das Epithel des Enddarmes ist wie bei *Platydaetylus* und *Anguis* hocheylindrisch und besonders im Koprodäum von zahlreichen Schleimzellen durchsetzt. Im Urodäum ist es, im Gegensatz zu *Platydaetylus*, nicht mehrschichtig, sondern ein einfaches hohes Cylinderepithel, welches sich gegen das mehrschichtige Plattenepithel des Proktodäums deutlich abhebt.

Die bindegewebigen Schichten, besonders die Submucosa, sind am Enddarm und Koprodäum außerordentlich schwach entwickelt. Die Ringmuskelschicht überzieht den Enddarm und das Koprodäum nicht in gleichmäßiger Lage, sondern in einzelnen Strängen. Zahlreiche solcher Züge liegen in der Grenzfalte zwischen Enddarm und Koprodäum. Die Längsmuskelschicht ist im Enddarm und Koprodäum ungefähr gleich stark (0,003 mm) und wird nur an der Dorsalseite gegen das Urodäum zu etwas mächtiger. Ihre Dicke steigt hier auf 0,005 mm. Die Wand der Kammer des Urodäums ist durch dichtes Bindegewebe, welches von vielen Ring- und Längsmuskeln durchsetzt ist, verstärkt. Eine große Anzahl von Muskelbündeln fällt

vor allen Dingen in der oralen Wand seines vorderen Abschnittes auf. Das Bindegewebe des Proktodäums ist etwas weitmaschiger und gleichfalls von unregelmäßig angeordneten Muskeln durchsetzt.

4. Junge Stadien.

Nachdem ich die Gliederung der sogenannten Kloakenregion bei einigen Reptilien geschildert, will ich noch kurz der ersten Formzustände bei jungen Embryonen gedenken, deren genauere Analyse mir wieder das unzureichende Material verbot.

Bei einem sehr jungen Embryo von *Platydaetylus* (Textfig. 2), dessen Größe ich nicht genau angeben kann, zeigt das cylindrische, mehrschichtige Darmtodermrohr (*D*) eine gegen die Aftergegend zugespitzte Endkammer. Diese hat die Form eines seitlich komprimierten Kegels mit anal schauender Spitze; seine breitere, cranial gerichtete Basis geht dorsal in den leicht gebogenen Enddarm, ventral in die Allantois über. Deshalb darf ich die Endkammer als Urodäum (Fig. 2 *u*) bezeichnen, um so mehr als sie seitlich schwache Ausbuchtungen, die Urogenitaltaschen, besitzt, in welche sich jederseits der WOLFF'sche Gang (*WG*) ungefähr im Niveau des Enddarmes öffnet. Obwohl die Endkammer noch keine weitere, den späteren Zustand, wie er oben

Fig. 2.



Längsschnitt durch das Urodäum eines kleinen Embryos von *Platydaetylus guttatus*. 35/1. *A* Allantois, *cl* hintere Afterlippe, *D* Enddarm, *f* Afterfeld, *N* Nabel, *ol* orale Afterlippe, *u* Urodäum, *WG* WOLFF'scher Gang.

(pag. 547) beschrieben ward, vorbereitende Differenzirung erfahren hat, ist sie doch durch die eben genannten Mündungen scharf bestimmt. Wie ich vorausgreifend bemerken will, tritt die Endkammer auch bei anderen Reptilien gleich deutlich in einer frühen Embryonalzeit auf und erweist sich dadurch als ein stilistisch bedeutsames Differenzierungsprodukt des Darmblindendes. Früheren Untersuchern ist dasselbe natürlich auch aufgefallen, sie haben es als primitive Kloake bezeichnet. Aber die nachfolgenden Arbeiten werden zeigen, dass es rationeller ist, diese Terminologie ganz aufzuheben und dafür den von GADOW eingeführten Namen zu gebrauchen, weil der als primitive Kloake bezeichnete Abschnitt sich als Urodäum ausmodellirt. Dort, wo das Blindende des Urodäums an

das Ektoderm stößt, ist die Bauchfläche des Rumpfes durch eine kleine, schräg gegen den Schwanz abfallende Vorwölbung ausgezeichnet. Da an der schräg geneigten Fläche das innere und äußere Keimblatt an einander grenzen und der Afterdurchbruch erfolgen wird, will ich sie das Afterfeld (*f*) nennen. Bei *Platydictylus* senkt sich das Afterfeld etwas ein, um eine seichte Grube zu bilden. Vom seitlichen Rande springen kleine Wülste, die Anlagen der paarigen Begattungsorgane, vor (vgl. pag. 571).

Bei dem Embryo einer Ringelnatter (Taf. VIII Fig. 3) ist die Modellirung etwas weiter gediehen und zeigt den definitiven Zustand deutlicher dadurch, dass das Urodäum scharf vom Enddarm und Allantois abgegliedert ist. Das Urodäum erscheint als dickwandiger, sechs bis neun Zellschichten starker Epithelsack, der gegen das Afterfeld (*Af*) blind geschlossen ist. Seine Gestalt ist einem Y vergleichbar. Sein Fuß stößt an das Ektoderm, der eine Schenkel verlängert sich in die Allantois und hängt mit dem Enddarm zusammen, der andere Schenkel stellt die Anlage der Kammer vor. Man kann an ihm deutlich zwei Abschnitte unterscheiden, einen oralen weiteren und einen analen engeren Theil. Dadurch, dass die orale Wand in das Lumen des Urodäums eingedrückt ist, wird der vordere Theil unvollkommen in einen dorsalen, lateral ausgebuchteten und einen ventralen, horizontal streichenden Abschnitt geschieden. Der engere ventrale Theil setzt sich gerade, ohne sichtbare Grenze in den Stiel der Allantois fort und hängt außerdem mit dem Enddarm zusammen. Die dorsale Hälfte des vorderen Urodäums treibt je eine dorsolaterale Ausbuchtung, Urogenitalkammer (*Ugk* Fig. 3), welche zipfelartig oralwärts vorspringt. An dem spitzen Ende hängen die noch soliden Urogenitalgänge. Von diesen liegt der WOLFF'sche Gang am meisten medial, während dicht neben demselben, an seiner lateralen Seite der MÜLLER'sche Gang endet.

Der hintere Abschnitt des Urodäums ist in seiner größeren Ausdehnung eng, kanalartig und bläht sich nur in geringem Grade an seinem hintersten Blindende auf, das an das zarte, einschichtige Ektoderm der Haut anstößt. Die auf diese Weise gebildete Aftermembran (*Af* Fig. 3) liegt nicht in der Tiefe einer Aftergrube, denn dieselbe senkt sich bei Schlangen niemals stark ein, sondern ist etwas nach außen gewölbt und ein wenig schräg aufwärts nach hinten gerichtet. Die Erhebung der Bauchwand zu einem Grenzwall der Aftergrube ist kaum ausgeprägt, also kann von einer Aftergrube eigentlich nicht gesprochen werden. Achsenstellung des Enddarmes und des Uro-

däums sind verschieden. Der parallel zur Wirbelsäule gerichtete Enddarm biegt sich mit energischer, fast rechtwinkliger Krümmung gegen den ventralen Schenkel des Urodäums herab. Ein Koprodäum ist noch nicht als solches zu erkennen. Das Endstück des Enddarmes (*C*) erscheint in diesem Entwicklungsstadium als solider Epithelstrang; es treten also am hinteren Ende des Darmes ganz gleiche Erscheinungen auf, die zum zeitweiligen Schwunde der Darmlichtung führen, wie am vorderen Theil, wo die Obliteration des Ösophagus längst beschrieben ist.

Wenn auch mein Material von jungen Embryonen recht spärlich war, konnte ich mich doch an mehreren Serien durch ähnliche Stadien, wie die beiden eben beschriebenen, davon überzeugen (auch *Anguis* und *Lacerta* wurden geprüft), dass die geschilderten Verhältnisse für Eidechsen und Schlangen typisch sind. Stets wird in früher Embryonalzeit die entodermale Anlage des Urodäums als eine erweiterte Kammer vom Darmrohr abgegliedert und folgt dann ihrer spezifischen Gestaltsrichtung dadurch, dass sie die cylindrische Form des Darmes verliert, um blasig aufgetrieben zu werden und die Mündung des Enddarmes dorsalwärts zu überspannen. Ferner ist die lange Ausdehnung des Urodäums in oro-analer Richtung hervorzuheben, sowie die Lage der Mündungen der Urogenitalgänge in den dorsolateralen Taschen der Kammer. Besonders auffallend ist die strenge Zweitheilung des Urodäums in eine vordere und hintere Hälfte, die GADOW nicht aufgefallen zu sein scheint, aber bei jeder Gattung deutlich nachweisbar ist. Die Dimensionen der einzelnen Abschnitte weichen unwesentlich von einander ab, und auch sonst zeigen sich in den verschiedenen Klassen kleine Differenzen. So tritt z. B. bei den erwachsenen Sauriern eine sekundäre Kammerung des Koprodäums auf, wohingegen dasselbe bei den Schlangen ungetheilt bleibt. Dann finden wir es bei *Platydictylus* in charakteristischer Form erweitert, während es bei *Anguis* und *Tropidonotus* einen ungefähr gleichmäßig cylindrischen Kanal darstellt.* Auch die orale Abgrenzung der Kothkammer ist nicht die gleiche. Bei *Tropidonotus* ist sie durch eine deutliche Ringfalte, bei *Anguis* durch eine scharfe Abkeilung des Darmschlauches, bei *Platydictylus* durch eine plötzliche Verengung des Enddarmlumens gekennzeichnet. Das kräftige, dickwandige Rohr des Rectums der Saurier steht einem dünnen Schlauch der Schlangen gegenüber. Schließlich zeigt sich auch noch ein kleiner Unterschied in Bezug auf die Einmündung des Koprodäums in das Urodäum; dieselbe liegt bei *Platydictylus* in der Mitte der oralen Zone des Uro-

däums, bei *Anguis* und *Tropidonotus* jedoch im vordersten, ventralen Theil desselben. Die Differenzen stehen jedoch zurück gegenüber den gemeinsamen Stilcharakteren. Man könnte dieselben kurz folgendermaßen präcisiren: Bei Eidechsen und Schlangen wird ein ungefähr birnförmig erweiterter Endtheil des Darmes als Urodäum von dem cylindrischen Entodermschlauch abgegliedert und ziemlich lang ausgezogen. An seiner oralen, mehr oder weniger eingebuchteten Wand liegen die Öffnungen der Allantois und des Enddarmes in einem mehr ventralen Niveau, dorsal darüber in seitlichen Urogenitaltaschen der urodäalen Kammer münden die Urogenitalgänge. Nach seiner physiologischen Funktion dient das Urodäum als Kloake, weil Harn, Genitalzellen und Koth in den vordersten Raum desselben gelangen und die ganze Höhle des Urodäums bis zur Afteröffnung passiren.

II.

Die Kopulationsorgane der Eidechsen und Schlangen.

a. Historische Übersicht.

Dem Bericht über meine eigenen Studien will ich eine Übersicht der Litteratur vorausschieken, um die geschichtliche Entwicklung und den Kern der bisher geltenden Ansichten vom Baustile der Begattungsorgane darzulegen.

Die ältesten Aufzeichnungen finden wir bei SWAMMERDAM (23), welcher die Begattungsorgane der Schlangen als kleine Stummel beschreibt, ohne ihre wahre Bedeutung zu erkennen, denn er hält sie für Gehwerkzeuge, die besonders den Baumschlangen wegen ihrer stacheligen Auswüchse gute Dienste zum Klettern leisten.

Auch SANDERS (19) hat sie bei Schlangen gesehen und für Extremitäten angesprochen.

WOLF hat zuerst ihren wahren physiologischen Zweck als Kopulationsorgane richtig erkannt und darüber in »JAC. STURM, Deutsche Fauna, 1802« berichtet.

WYDER (26) hat sie ebenfalls richtig gedeutet.

Die eben genannten Forscher konstatirten jedoch lediglich das Vorkommen und den Zweck der Organe, während sie vergleichenden Erörterungen überhaupt abhold waren. Diese rückten erst im 19. Jahrhundert in den Vordergrund und fanden bald allgemeines Interesse, sowie eingehende Diskussion.

JOH. MÜLLER hat auch hier den rechten Weg gezeigt, wie man

planmäßig untersuchen und vergleichen soll. Trotzdem seine Studien mehr als 70 Jahre zurückliegen, bilden sie noch heute die Grundlage unserer morphologischen Auffassung. Die weite Verbreitung seiner Ansicht ist nicht zu verwundern, denn die großen Gesichtspunkte, nach welchen der ausgezeichnete Gelehrte jeder Zeit gestrebt hat, müssen Jeden, der einzig und allein auf Grund der Litteratur und der Bekanntschaft mit dem anatomischen Bau der fertigen Organe über den Stilplan der Kopulationswerkzeuge nachdenkt, dazu verleiten, den Zusammenhang der Formen eben so zu deuten, wie MÜLLER es gethan.

Nachdem er schon 1830 (14) die Geschlechtsorgane der Säugethiere in den Kreis seiner Studien gezogen und beobachtet hatte, dass die Anlage der äußeren Genitalien sowohl bei männlichen als bei weiblichen Individuen nach einem gemeinsamen Formtypus erfolge, scheint die unerwartete Erkenntnis ihn zu dem Versuche angespornt zu haben, zu ergründen, ob die Begattungswerkzeuge der lungenathmenden Wirbelthiere nicht auf einen gemeinsamen Typus zurückgeführt werden könnten (15).

Bei der schon damals bekannten Verschiedenheit und den auffälligen Kontrasten der Kopulationsorgane in den einzelnen Gruppen war die Lösung nicht leicht. MÜLLER war sich der Schwierigkeit seiner Aufgabe auch wohl bewusst, denn er sagt in der Einleitung seiner grundlegenden Abhandlung, dass es außerordentlich schwer, wenn nicht unmöglich sei, in den differenten Formen der Begattungswerkzeuge eine gemeinsame Grundform zu erkennen. »Kein Organ,« führt er aus, »ist in den Klassen der Wirbelthiere so großen und fundamentalen Veränderungen unterworfen als die Ruthe,« deren enorme Formunterschiede, sowie mannigfaltige Modellirung in den einzelnen Abtheilungen einen einheitlichen Plan kaum vermuthen ließe. Trotzdem gebe sich der Gedanke schwer auf, dass allen Bildungen ein gemeinsamer Plan zu Grunde liege, weil die Natur bei jedem Organsysteme einen gemeinsamen Stiltypus einhalte. Der allgemeinen Form des Begattungsgliedes, als eines mehr oder weniger großen Wulstes legt MÜLLER geringeres Gewicht für die vergleichende Beurtheilung bei, als der Thatsache, dass die Natur sich zum Aufbau derselben gemeinsamen Theilstücke bediene, die in den Bildungen sämtlicher Gruppen mehr oder weniger vollzählig auftreten.

Für den Penis der Amnioten sind es folgende:

- 1) fester Theil der Ruthe an der vorderen (ventralen) Kloakenwand,

- 2) *Corpora fibrosa* (fester fibröser Theil der Ruthe aus sehnigen Fasern bestehend) in der unteren Kloakenwand mit geringem oder mächtigem cavernösen Gewebe, entsprechend den *Corpora cavernosa* der Säugethiere,
- 3) Rinne auf der freien Fläche der Ruthe mit mehr oder weniger cavernösem Gewebe belegt, den *Corpora cavernosa urethrae* der Säugethiere entsprechend,
- 4) die Eichel an der freien Spitze der Ruthe von fibrösem oder spongiösem Baue,
- 5) *Corpus elasticum*,
- 6) ausstülpbarer rohrförmiger Theil der Ruthe.

Man darf jedoch (so erklärt MÜLLER, l. c. pag. 170 Z. 27—33) nicht glauben, dass die angeführten Elemente in jedem Fall zu beobachten seien, denn »die Natur hat in der großen Abtheilung des Thierreichs, in den Wirbelthieren, die ganze Anzahl der Organtheile des erektilen Apparates, den sie benutzt, weder bei den Amphibien noch bei den Säugethiern angewandt. Bei den Schlangen und Eidechsen lässt sie uns nur den einen Theil, bei den Säugethiern und dem Menschen nur den anderen Antheil des Apparates erblicken«.

Je nach der Verwendung der Hauptelemente unterscheidet MÜLLER zwei Typen der Ruthe, die sich schroff gegenüber stehen und auf einander nicht »reducirt« werden können.

Der eine Typus kommt bei Krokodilen, Schildkröten, dem zweizehigen Strauß und den Säugethiern vor. Hier besteht die Ruthe aus zwei fibrösen Körpern, die in der Mitte verwachsen sind und vom unteren Theil der Kloake ausgehen. An ihrer hinteren, d. h. in die Kloakenhöhle schauenden Seite zieht eine mit Schleimhaut und cavernösem Gewebe ausgekleidete Rinne, welche theils offen bleibt, theils sich zu einer Röhre schließt.

Dieser Typus erscheint aber in verschiedener Ausbildung. Bei den Schildkröten und Krokodilen besteht die Ruthe aus zwei festen fibrösen Körpern von dichten sehnigen Fasern. Die Rinne der Ruthe bleibt zeitlebens offen und birgt allein in ihrer Schleimhaut cavernöses Gewebe. Die Eichel besteht bei den Schildkröten ganz, bei den Krokodilen nur zum Theil aus cavernösem Gewebe. Bei den Säugethiern aber schließt sich die während der Fötalzeit vorhandene Rinne, oder wie MÜLLER sagt, das gespaltene *Corpus cavernosum urethrae* zu einer Röhre, deren Fortsetzung die Eichel ist. Die fibrösen Körper der Ruthe werden ganz cavernös und der Erektion

fähig, also besitzen die Säugethiere drei cavernöse Körper, während die Schildkröten, Krokodile und afrikanischen Strauße nur das gespaltene Corpus cavernosum urethrae, d. h. Schwellgewebe an der Ruthenrinne aufweisen.

Der zweite Typus der Ruthe, welcher nur den Schlangen und Eidechsen zukommt, steht in schroffem Gegensatz zu der vorhergehenden Formgruppe. Gestalt, Lage und innere Struktur schließt jeden Vergleich aus, denn die Ruthen sind paarige, hohle, blinddarmähnliche Schläuche und liegen nicht an der Bauchseite der Kloake, sondern an der Rückenseite derselben. Die fibrösen Körper, sowie die Rinne nebst dem Corpus cavernosum urethrae und die Eichel fehlen ihnen durchaus. Ihre Wand enthält cavernöses Gewebe, und auf der inneren Seite des Schlauches befindet sich eine Rinne. Im Ruhezustand liegen sie in ganzer Länge eingestülpt und unter der Schwanzhaut ausgebreitet; das offene Ende der Schläuche ist der Hinterwand der Kloake zugekehrt.

Bei der Begattung werden sie wie die Finger eines Handschuhes umgestülpt, so dass die Rinne außen liegt und zur Fortleitung des Samens aus der Kloake dient. Nach der Ausstülpung werden sie durch einen Muskel zurückgezogen und liegen, was für das Folgende von Bedeutung ist, nicht gewunden in einem kleinen Raume neben dem After.

Von sämtlichen oben verzeichneten Bestandtheilen der Wirbelthierruthe tritt also hier nur das ausstülpbare Rohr auf.

Der eben aufgezeigte Kontrast der beiden Typen wird aber nach MÜLLER's Ansicht gemildert, weil die Natur in den Ruthen der Enten, Gänse und der dreizehigen Strauße (*Rhea*, *Casuarus*, *Dromaeus*) selbst eine Mittelform geschaffen hat, welche jene mit einander verbindet. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint freilich der Penis dieser Vögel zu dem ersten Formtypus zu gehören, denn er besitzt einen festen Theil an der unteren Kloakenwand, dessen Hauptmasse aus zwei fibrösen Körpern besteht und an der Dorsalseite die mit cavernösem Gewebe ausgepolsterte Samenrinne trägt. Dazu gesellt sich jedoch ein ausstülpbarer blinddarmartiger Theil von demselben Bau wie bei den Eidechsen und Schlangen, nur ist er nicht paarig und liegt in der Ruhe, wie ein Darmstück gewunden, neben der Kloake. Das offene Ende dieses Schlauches mündet an der Spitze des festen Theiles der Ruthe und stülpt sich bei der Begattung um und hervor, so dass die Ruthe dann um das Doppelte der Länge des festen Theiles vergrößert wird. Da die im Inneren des Schlauches an

dessen Wand angebrachte Rinne bei der Ausstülpung außen liegt, so bildet sie eine Fortsetzung der Rinne des festen Theiles der Ruthe. Der schlauchförmige Theil wird nach der Begattung durch ein elastisches Band (nicht durch Muskeln) zurückgezogen und eingestülpt.

MÜLLER deutet den Befund mit folgenden Worten:

»Bei den dreizehigen Straußen, Enten und Gänsen hat die Natur beiderlei Extreme des Apparates zugleich angewandt, den Säugethiertypus und Schlangentypus in unvollkommenem Zustande vermittelnd, vom Säugethiertypus hat sie das cavernöse Gewebe der Corpora fibrosa fallen lassen und nur das sehnige Gerüst beibehalten, vom Corpus cavernosum urethrae hat sie die fötale Spaltung erhalten. Vom Typus der Schlangen und Eidechsen hat sie einen unvollkommenen Gebrauch gemacht, indem sie nur eine der beiden Röhren zur Entwicklung brachte.«

Unleugbar hatte MÜLLER, vielleicht noch unter dem Einflusse der naturphilosophischen Spekulation, den anatomischen Thatsachen durch die eben referirte Deutung großen Zwang angethan, um wenigstens mit scheinbarem Rechte von einem Zusammenhange der zwei Stiltypen im Baue der Ruthe sprechen zu können, darum ist seine Ansicht über die vermittelnde Rolle des Vogelpenis in der Folgezeit nicht weiter vertreten worden.

Von den späteren Forschern, welche die Begattungsorgane der Reptilien studirten, wie RATHKE (16), v. SIEBOLD und STANNIUS (20 und 21), F. LEYDIG (12 und 13), GEGENBAUR (9), BOAS (2) und COPE (5), haben nur GEGENBAUR und BOAS morphologische Gesichtspunkte aufzufinden versucht, ohne wesentlich neue Gedanken auszusprechen.

GEGENBAUR (9) folgt in der ersten Auflage der vergleichenden Anatomie aus dem Jahre 1859 offenbar den Spuren MÜLLER's, wenn er die Begattungswerkzeuge der amnioten Wirbelthiere in die zwei differenten Typen der MÜLLER'schen Eintheilung ordnet. Der eine Typus herrscht bei Eidechsen und Schlangen und theilweise noch bei den Vögeln, dem anderen sind die übrigen Amnioten unterworfen. An den Geschlechtswerkzeugen der ersten Gruppe erscheint ihm die paarige Natur, ihre Lage hinter der Kloake, ihre Schlauchform und die Umstülpung bei der Begattung so eigenartig, dass er sie nur mit den »jedenfalls derselben Bildungsreihe« angehörigen Haftorganen der Selachier vergleichen zu dürfen glaubt. Was die Vögel betrifft, so schließt sich GEGENBAUR unumwunden MÜLLER's Ansicht an und vereinigt sie noch mit den Schlangen und Eidechsen, obwohl er betont, dass beim dreizehigen Strauß, den Enten und Gänsen das aus-

stülpbare Rohr nicht mehr durch Muskeln, wie der Doppelpenis der Saurier und Ophidier, sondern durch ein elastisches Band zurückgezogen wird und dass dasselbe durch zwei von der Vorderwand der Kloake entspringende, fibröse Körper gestützt wird.

Den anderen Typus repräsentiren Ruthen mit fibröser und cavernöser Grundlage, z. B. bei Schildkröten, Krokodilen und dem zweizehigen Strauße fehlt der ausstülpbare Theil vollständig, die Hauptmasse des Penis ist von zwei fibrösen Körpern gebildet, die mit breiter Basis von der ventralen Kloakenwand entspringen, eng mit einander verbunden und von Schleimhaut überzogen sind. Oben befindet sich zwischen den beiden fibrösen Körpern eine Rinne eingesenkt, die bei den Krokodilen und Schildkröten bloß am Anfangstheil, beim zweizehigen Strauß längs ihrer ganzen Ausdehnung mit cavernösem Gewebe ausgekleidet erscheint. Indem dieses Gewebe vorn am Ende der fibrösen Körper reichlicher wird, bildet sich ein schwellbarer Wulst als Analogon der Glans penis der Säugethiere.

»Die Begattungsorgane der Mammalia reihen sich im Wesentlichen an den Bauplan der Krokodile und Schildkröten an, stehen jedoch auf einer viel höheren Entwicklungsstufe, indem die in jenen Ordnungen vorhandene Furche der Samenrinne bei den Männchen der Säugethiere immer als geschlossener Kanal erscheint. Die beiden fibrösen Körper der Ruthe der Schildkröten und Krokodile haben sich in einen Kanal umgewandelt, dessen Wandungen aus cavernösem Gewebe bestehen und so das Corpus cavernosum urethrae bilden, welches bei Beutelhieren sogar noch einen paarigen Bulbus besitzt, in allen Fällen aber den vordersten Theil des Penis darstellt, die in Form und Größe vielfach variirende Eichel.«

In der zweiten Auflage seiner vergleichenden Anatomie lässt GEGENBAUR (1874) die Zusammenstellung der Penisschläuche von Sauriern und Ophidiern mit den Kopulationsorganen der Haifische fallen, da er erkannt hat, dass bei Selachiern ursprünglich fremde Organe, nämlich Abschnitte der Hintergliedmaßen zu Apparaten der geschlechtlichen Copula verwendet werden und sich dem entsprechend modificiren. Sonst hat sich seine Auffassung wenig geändert. Die Begattungsorgane der Schlangen und Eidechsen erscheinen eben jetzt als eine isolirte Organform innerhalb der Amniotengruppe. Sie entstehen als äußere Anhänge dicht hinter der Kloake und werden später schlauchförmig eingestülpt und mit der hinteren Kloakenwand verbunden.

Die zweite Grundform umfasst mehrfach verschiedene, aber stets

von der vorderen (ventralen) Kloakenwand ausgehende Bildungen, dazu gehören die Schildkröten, Krokodile und Säugethiere. Die früher mit den Eidechsen und Schlangen vereinigten Ratiten und Schwimmvögel rechnet GEGENBAUR jetzt auch zu dem zweiten Typus, weil ihr von zwei fibrösen Körpern gestützter Penis an der ventralen Kloakenwand liegt, und die Thatsache, dass sie bei der Begattung ausgestülpt werden, geringere Bedeutung besitzt.

BOAS bespricht die Begattungsorgane der Reptilien nur beiläufig, weil er bloß verständlich darlegen wollte, in welcher Weise das Kopulationsorgan der Monotremen von dem entsprechenden gewisser Reptilien, andererseits dasjenige der übrigen Säugethiere von dem der Monotremen abgeleitet werden kann, ohne eine monographische Darstellung dieser Organe zu beabsichtigen. Sein Versuch fußt ganz auf MÜLLER's und GEGENBAUR's Auffassung, indem er den Kontrast der Kopulationsorgane zwischen Sauriern und Schlangen einerseits, den Schildkröten und Krokodilen andererseits durch eine Redewendung im phylogenetischen Sinne anerkennt: »Beide Typen sind nicht von einander abzuleiten, auch sind sie nicht gemeinsamen Ursprunges.« »Jedenfalls sind sie, so wie sie vorliegen, derartig verschieden, dass es recht schwierig sein würde, sich eine einigermaßen wahrscheinliche, verbindende Reihe vorzustellen. Selbst wenn wir von der gewiss nicht zu unterschätzenden Schwierigkeit absehen, dass wir bei den einen mit einem paarigen, bei den anderen mit einem unpaaren Organ zu thun haben, ist festzuhalten, dass die Ursprungsstelle des Organs bei den Sauriern und Schlangen ganz außerhalb der Kloake liegt, während es bei den Schildkröten und Krokodilen ganz deutlich als ein speciell entwickelter Theil der Kloakenwand erscheint.«

Eine andere Frage freilich sei es, ob nicht etwa bei anderen Reptilien Theile vorhanden sind, welche den Kopulationsschläuchen der Saurier und Schlangen morphologisch, nicht aber funktionell gleichwerthig sind. Bei den Schildkröten scheine dies in der That zuzutreffen. Die rechts und links an der Afterspalte liegenden Mündungen von kleinen paarigen Säcken, die GADOW unter dem Namen »musk-gland« erwähnt, befänden sich an der entsprechenden Stelle, wo bei den Sauriern und Schlangen die Kopulationsschläuche sich öffnen, und könnten nach GADOW von dem Thiere, wenn es gereizt ist, ausgestülpt werden. Darum scheine es nach Lage und dem übrigen Verhalten dieser Säcke nicht undenkbar, dass wir es in den Begattungsschläuchen der Saurier und Schlangen mit einer speciellen

Ausbildungsform derselben Organe zu thun haben. Im Einklange mit GEGENBAUR schließt er das Begattungsorgan der Vögel eng an dasjenige der Schildkröten und Krokodile an, weil es eine besonders ausgebildete Partie der ventralen Kloakenwand mit einem hinteren freien Spitzentheil darstellt. Die bestehenden Verschiedenheiten zwischen Struthio einerseits und Dromaeus, Rhea und den Entenvögeln andererseits beurtheilt er mit Recht als sekundäre Erscheinungen, die gleichgültig für den allgemeinen Begriff des Stilplanes sind. Daher sucht er das Homologon des bei diesen letzteren nachweisbaren, ausstülpbaren Schlauches am Ende der Ruthe nicht bei den Reptilien, sondern in der cavernösen Gewebsmasse, welche sich an der Unterseite des Penis von Struthio findet.

GEGENBAUR ist dieser Ansicht neuerdings beigetreten. In der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Bd. II, 1901, pag. 533, spricht er sich folgendermaßen aus:

»Wir begegnen in den Begattungsorganen der Reptilien einer bedeutenden Divergenz. Vielleicht sind jedoch die beschriebenen Formen (er hat vorher die Verhältnisse bei Eidechsen und Schlangen geschildert) primitivere Bildungen von ursprünglich größerer Verbreitung, denn bei Krokodilen mündet an derselben Stelle, wo bei Eidechsen die Begattungsorgane sich ausstülpfen, eine große Drüse aus, welche gleichfalls hervorstülpbar sein soll. Damit ergibt die Vergleichung mit den Eidechsen an derselben Stelle ein vorstülpbares Organ, welches in dem einen Falle von einer Drüse begleitet, in dem anderen (Krokodile) durch dieselbe repräsentirt wird, nachdem eine andere Art von Begattungsorganen zur Herrschaft gelangte. Die Einheitlichkeit der Abstammung dieser Organe ist keineswegs als völlig verloren gegangen anzusehen.«

Während von GEGENBAUR und BOAS die MÜLLER'sche Deutung mit geringer Modifikation bis heute aufrecht erhalten wird, hatte GADOW im Jahre 1887 den Versuch gemacht, die beiden Formen der Begattungsorgane bei den Amnioten auf einen gemeinsamen Typus zurückzuführen, ohne damit den Beifall von BOAS und anderen Autoren zu finden.

GADOW meint, der Thatsache, dass die Begattungswerkzeuge der jetzt lebenden Reptilien theils von der dorsalen, theils von der ventralen Kloakenwand ihren Ursprung nehmen, sei zu großes Gewicht beigelegt worden und habe zu dem Missverständnisse geführt, es bestehe überhaupt keine Homologie innerhalb der Amniotengruppe, obgleich sich beide Typen auf eine Urform zurückführen lassen.

Er sucht sie bei den Gymnophionen, denen eigentliche Begattungsorgane noch vollkommen fehlen. Für den Kopulationsakt werde dort nämlich ein »temporäres Organ« gebildet, indem sich ein großer Theil der hinteren Kloakenwand ausstülpe und zu einer mehrere Centimeter vorragenden Röhre verlängere. Da die Proreptilien und die Stammgruppen der wirklichen Reptilien vor ihrer Trennung in Krokodile und Schildkröten einerseits, Eidechsen und Schlangen andererseits die gleiche Einrichtung besessen haben könnten, glaubte GADOW von dieser Stufe sämtliche Penistypen der Amnioten durch folgende Erwägung abzuleiten:

»Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei allen Amnioten die Begattungsorgane, einerlei ob paarig oder unpaar, von den Wänden der äußersten Kloakenkammer (d. h. der Aftergrube) abstammen.

Für ihre epiblastische Herkunft spricht das häufige Vorkommen von ektodermalen Produkten, wie hornigen Dornen, Schuppen, talgartigen Drüsen, und ihre höchst empfindsame Natur. Man müsse sich vorstellen, dass während der phylogenetischen Entwicklung die seitlichen Theile des vorstülpbaren Kloakenrohrs stärker wurden und sich zu primitiven, rechts- und linksseitigen Begattungsorganen umbildeten, die in der Tiefe des Proktodäums untergebracht waren. Wenn man annimmt, bei den Schlangen und Eidechsen seien diese paarigen Organe gegen den Schwanz zurückgeschoben, und zu getrennten Organen geworden, so konnten sie sich nicht gut treffen und mit einander in dem hinteren Afterwinkel verschmelzen, weil dann ihre Basis zu weit von den Öffnungen der Vasa deferentia entfernt gewesen und die Überleitung des Sperma zu große Schwierigkeiten bereitet haben würde.

Zu Gunsten seiner Hypothese führt GADOW an, dass die Penisanlagen bei Embryonen von Schlangen und Eidechsen wirklich, wie RATHKE (16) beobachtet, und LEYDIG (12) bestätigt hat, von den Seitentheilen des Afterrandes vorragen. Bei den Embryonen der Eidechsen sei der After noch rund und keine Querspalte. Auf jeder Seite sind die inneren Wände des Proktodäums zusammen mit einem Theil der Schleimhaut derselben zu vorspringenden Kegeln aufgerichtet, welche später in den hinteren Aftertheil des Schwanzes durch die Thätigkeit von besonderen Muskeln zurückgezogen werden. In Verbindung hiermit nimmt die Afteröffnung ihre typische Form der Querspalte an. Bei den Schlangen, welche den am meisten specialisirten Zweig des Sauriergeschlechts darstellen, ist die ursprüngliche Lage der Penes, obgleich noch verfolgbar, stark ver-

wischt. Bei den übrigen Amnioten dagegen näherten sich die ursprünglich lateralen, erektilen Anlagen einander am vorderen Afterrande. Ihre Verschmelzung, welche wahrscheinlich an der Basis begann, und zugleich ihre tiefere Einsenkung in das Proktodäum sicherte die Aufnahme des Samens von beiden Vasa deferentia in einen Kanal. Zu Gunsten seiner Ansicht spreche die Thatsache, dass die vollständig paarigen Kopulationsschläuche der Eidechsen und Schlangen von denselben Nerven versorgt werden, wie die unpaaren Begattungsorgane aller anderen Sauropsiden. Außerdem sei die ursprüngliche Duplicität des Begattungsorgans bei den höheren Amnioten noch angedeutet durch die Nerven und Gefäßzufuhr, durch die paarigen Corpora cavernosa penis und durch den doppelten Penis und Clitoris gewisser Marsupialier, wie Didelphys.«

BOAS hält die Spekulation GADOW's für durchaus falsch und weist darauf hin, »dass in Organen, an deren ursprünglicher Unpaarigkeit wohl Keiner zweifelt, wie z. B. in der Zunge, die Nerven, Gefäße und Muskeln ebenfalls paarig sind. Nicht mehr überzeugend scheinen ihm (BOAS) die übrigen Gründe GADOW's für die Homologie, von denen der wichtigste ist, dass die beiden Typen von 'the same nerves' innervirt werden; eine ähnliche Innervation ist bei dem Umstande, dass beiderlei Organe in derselben Region liegen, nicht wunderbar« (l. c. pag. 273 Z. 26—33). Er schließt mit dem Urtheile: »Wir müssen somit daran festhalten, dass die beiden Typen der Kopulationsorgane der Reptilien einander schroff und unvermittelt gegenüber stehen und dass keine Wahrscheinlichkeit dafür besteht, dass sie gemeinsamen Ursprunges sein sollten.«

b. Eigene Studien.

Wie die Litteraturübersicht lehrt, haben die wenigen Autoren, welche in den letzten fünfzig Jahren die Begattungsorgane der Amnioten mit einander verglichen, nur das fertige Gebilde berücksichtigt, und sich der Auffassung von JOH. MÜLLER unbedingt angeschlossen, dass die Schlangen und Eidechsen dem Stillkreise der mit einem wahren Penis begabten Thiere fremd gegenüber stünden. Auf den Rath meines Lehrers, Herrn Dr. FLEISCHMANN, habe ich versucht, durch entwicklungsgeschichtliche Studien die weit verbreitete Ansicht zu kritisiren.

Wenngleich mein Beobachtungsmaterial nicht so reichlich gewesen ist, wie ich selbst gewünscht hätte, so glaube ich doch wesent-

liche Gesichtspunkte für eine neue Beurtheilung der Begattungsorgane bei Eidechsen und Schlangen gefunden zu haben. Nach meiner Ansicht ist die Erkenntnis des morphologischen Werthes derselben durch die von JOH. MÜLLER zuerst urgirte Thatsache gehindert worden, dass die Schläuche hinter dem After liegen. Alle nachfolgenden Forscher haben dieselbe als ein trennendes Moment von starkem Gewichte angesehen und gar nicht versucht, dasselbe durch eine andere Betrachtung abzuschwächen. Es sprach ja der direkte Augenschein bei jeder Sektion zu Gunsten der Annahme eines den Eidechsen und Schlangen eigenthümlichen Stilcharakters, denn bei allen ausgeschlüpften Thieren liegen die Begattungsorgane als paarige Schläuche eingestülpt unter der Schwanzhaut, von besonderen Rückziehmuskeln festgehalten. Sie nehmen also eine durchaus andere Lage ein, als diejenige ist, in welcher man bei den übrigen Amnioten die Begattungswerkzeuge zu sehen gewohnt ist. Trotz der unzweifelhaften Sicherheit des nackten anatomischen Befundes war es falsch, die Eigenschaft des Saurier- und Ophidier-Penis während seiner Ruhelage zum Ausgangspunkt vergleichender Betrachtungen zu wählen. Denn dadurch wurde ganz vernachlässigt, dass Lage und Form desselben beim Begattungsakte verändert wird, wo die eingestülpten Schläuche als paarige, zapfenförmige Auswüchse der Aftergegend funktionieren. Da Jedermann voraussetzte, die Umstülpung habe den physiologischen Grund, den Thieren es zu ermöglichen, fest mit einander zu verhängen und die Überleitung des Spermas in das Urodäum bzw. die MÜLLER'schen Gänge des Weibchens zu sichern, wurde bisher übersehen, dass die Stellung und Form der erigirten Kopulations-schläuche in jeder Hinsicht mit dem frühen embryonalen Zustande derselben Organe übereinstimmt. Durch die Untersuchungen von RATHKE (14) und LEYDIG (13) war die Dissonanz zwischen der ersten Anlage und dem späteren Ruhezustande längst bekannt. Die Kopulationsschläuche treten Anfangs nicht als Schläuche auf, sondern wachsen als paarige, solide Zapfen vom lateralen Afterrande vor. Es war nun zu prüfen, ob der primitive Zustand nicht die Einordnung der Saurier und Ophidier in den allgemeinen Amniotentypus der Begattungsorgane ermögliche. Nachdem ich durch Prof. Dr. FLEISCHMANN auf diese Gesichtspunkte hingewiesen, bestand meine Aufgabe darin, die Genese der Kopulationsorgane eingehend zu verfolgen. Wenn ich jetzt darüber berichte, fasse ich das Schicksal der morphologisch untrennbaren Theile, nämlich des Afters und der Begattungsorgane übersichtlich zusammen.

Bei jungen Embryonen der Eidechsen und Schlangen ist die Afterstelle an der hinteren Grenze des Rumpfes durch einen schrägen Abfall der ventralen Körperwand gegen die Schwanzwurzel kenntlich, welchen ich oben das Afterfeld (Taf. VIII Fig. 3) genannt habe. Das blinde Ende des Darmes, die Anlage des Urodäums, liegt unter dem Afterfelde, so dass an dem caudalen Schrägabfalle das Entodermepithel des Urodäums direkt an das Ektoderm stößt, freilich nur in einem ganz kleinen rundlichen oder ovalen Felde, das die Aftermembran vorstellt. Da die Anlagen vorerst minimal klein sind, macht sich an dem Afterfelde keine besondere Modellirung geltend, und es ist recht schwer, die Formeigenthümlichkeiten jener Gegend ausführlich zu beschreiben. Hier ist das eingehende Studium und die Rekonstruktion der Schnittserien unbedingt nothwendig, um eine klare Vorstellung von der Stilart des Afterfeldes zu gewinnen. Vielleicht wird seine Besonderheit durch folgende Darstellung deutlich. Die etwas dickere Rumpffgegend der Embryonen verjüngt sich gegen den Schwanz ganz unmerklich, so dass es bekanntlich schwer fällt, die Grenze beider Regionen scharf zu bestimmen; nur in der Medianebene der Bauchwand tritt eine kleine Abdachung auf, mittels welcher die weiter von der Wirbelsäule entfernte Bauchhaut des Rumpfes in die Haut des Schwanzes übergeleitet wird. Während sich also der Körper lateral und dorsal an der Grenze des Schwanzes verjüngt, liegt am hinteren Ventralrande des Rumpfes ein kleines Schrägfeld, durch das der Abfall zu der dünneren Caudalregion einigermaßen markirt ist. Der orale Rand des analen Schrägfeldes ist meist etwas wulstig verdickt und lässt den Abfall dadurch auffälliger erscheinen. Ich werde ihn fernerhin als oralen Afterwulst oder orale Afterlippe (Taf. VIII Fig. 2 *ol*) bezeichnen. Auch am caudalen Rande des Analfeldes erhebt sich ein freilich schwächerer Wulst, die caudale Afterlippe (Taf. VIII Fig. 5 *cl*). Beide umsäumen das Afterfeld und gehen lateralwärts in einander über, so dass der zusammenhängende Lippenringwulst wie ein niederer Flachhöcker der Bauchwand erscheint.

Bei den Eidechsen und Schlangen gewinnt der Afterringwulst eine oval elliptische Gestalt (Taf. VIII Fig. 6), da sein längster Durchmesser transversal zur Medianebene gerichtet ist. Das Proktodäum ist in diesem Stadium überhaupt nicht als ektodermale Grube angelegt, und das Entoderm stößt direkt an das schräg gespannte Ektoderm des Afterfeldes (Taf. VIII Fig. 5). In jungen Stadien der Ringelnatter drängt das Blindende des Urodäums sogar so stark gegen das Ekto-

derm, dass das Afterfeld konvex über den Lippenwulst vorgewölbt liegt, und über letzterem wie ein Schildbuckel herausragt (Taf. VIII Fig. 3).

Die Begattungsorgane entstehen als kleine symmetrische Höckerchen des Afterwulstes, noch ehe der Durchbruch des Urodäums erfolgt. Sie sind also Differenzirungen an der Körperoberfläche, gebildet von ektodermalen und mesodermalen Zellen, und verrathen Anfangs in keiner Weise, dass sie später zu eingestülpten Blindschläuchen verwandelt werden. Weder das Urodäum noch die Aftergrube haben Antheil an ihrer Genese, aber die innigste Beziehung besteht zum Afterwulste und zwar zu dem seitlichen Rande desselben, als dessen Produkt sie anzusprechen sind. Auch in solchen Fällen, in denen das Afterfeld sich frühzeitig zu einer seichten Quergrube einsenkt, wie z. B. bei dem jüngsten Stadium von *Platydictylus* (Fig. 2), dessen Enddarm ich oben (pag. 556) beschrieben habe, ist deutlich nachzuweisen, dass die Anlagen der Begattungszapfen vom Afterwulste aus hervorstechen, aber nicht von dem Boden oder der Seitenwand der Aftergrube. Die Maße der Grube sind minimal, sie ist 0,28 mm breit und 0,3 mm lang, der Afterringwulst umwallt sie, stark lippenartig über ihren oralen Rand vorspringend, unbedeutend erhoben am hinteren Rande (Fig. 2). Der orale Lippenwulst setzt sich am lateralen Rande der Aftergrube fort und verdickt sich jederseits zu einem niedrigen, halbkugeligen Höckerchen, welches zunächst hauptsächlich medianwärts gewölbt ist und sich kaum über das Niveau der Afterlippe selbst erhebt. Die beiden kleinen Anlagen sind durch einen 0,12 mm breiten Zwischenraum getrennt. Zur bequemen Bezeichnung der eben geschilderten Anlagen der künftigen Begattungswerkzeuge will ich den von GEGENBAUR neuerdings eingeführten Ausdruck: Phallus verwenden. Die Berechtigung dafür wird aus meiner Darstellung und den folgenden Untersuchungen über andere Amnioten erhellen.

An Schlangen-Embryonen ist die Herkunft des Phallus von der lateralen Zone der oralen Afterlippe noch weniger zweifelhaft, weil das Afterfeld sich nicht grubenartig einsenkt, sondern stark gewölbt vorspringt. Dadurch kann man den Bezirk des Afterfeldes, sowie die dasselbe umsäumenden Lippen deutlich unterscheiden. Immer fällt die frühzeitige Anlage der beiden Phalluszapfen auf. Schon an dem pag. 557 beschriebenen, sehr jungen Embryo (vgl. Taf. VIII Fig. 5) von *Tropidonotus natrix*, dessen Afterfeld nur 0,51 mm

beträgt, und noch ungebrochen über dem Urodäum liegt, sind die Phalluszapfen (*Pl*) ganz außerordentlich stark entwickelt. In der Medianlinie einander sehr genähert, entspringen dieselben rechts und links von der vorgewölbten Afterhaut, an dem lateralen Rande des Afterwulstes, als solide, vom Ektoderm überzogene Zapfen, die in transversaler Richtung stark komprimirt sind. Flächenpräparate zeigen deutlich, dass sie in der That Auswüchse der vorderen Zone des Afterwulstes sind, welche gegen die Aftermembran durch eine seichte, schwach hufeisenförmig gekrümmte Furche abgesetzt ist und als schmale orale Lippe (*ol*) bezeichnet werden kann. Da man bei der Betrachtung durch das Stereoskop die Vorderlippe umbiegen sieht, um den seitlichen Rand der gewölbten Aftermembran zu umfassen und sich gerade an dieser Stelle zu den Phallushöckerchen zu verdicken, kann man mit gutem Rechte die letzteren als kräftig ausmodellirte Endstücke der Vorderlippe des Afterringwulstes bezeichnen, welche über das Niveau der Bauchfläche hervorgehoben wurden. Die niedrigen Phallusstummeln entwickeln sich rasch zu ansehnlichen Anhängen. Ihre Form ist sehr schwer zu beschreiben; vielleicht gewinnt der Leser eine richtige Vorstellung, wenn ich sie mit einer breitgequetschten Birne vergleiche, deren Stiel dem Afterrande anhaftet (Fig. 5). Sie entspringen nämlich nicht mit breiter Basis am lateralen Rande der oralen Afterlippe, sondern lassen einen schmäleren, horizontal und etwas lateral abgebogenen Haftstiel und ein breiteres, plattenförmiges, ventral herabhängendes Endstück unterscheiden; beide Theile sind in geringer Entfernung vom Wurzelgrunde durch eine deutliche Einschnürung getrennt. Ihre ventrale Spitze ist etwas oral gerichtet. Auch erkennt man auf ihrer Oberfläche die Anlage einer Rinne (*r*), als deutliche Furche, welche im lateralen Winkel des Afterfeldes an einer Stelle mit stark verdicktem Epithel beginnend, quer über die mediale Furchen der Phallusbasis zieht und schräg gegen den caudalen Rand läuft. Zwei Muskelbündel, ein kürzeres laterales und ein bedeutend längeres mediales, ziehen aus der Schwanzregion gegen die caudale Basis des Phalluszapfens. Das kürzere entspringt am fünften post-analen Wirbel und strahlt an der medialen caudalen Basis des Phalluszapfens aus. Das stärkere Bündel ist weit in den Schwanz hinein zu verfolgen; in der Nähe des Phallus verläuft es etwas mehr ventral-medial von dem kürzeren Muskel, biegt an der Phallusbasis seitlich um und steigt dann als axialer Strang bis in die Spitze des Begattungszapfens herab. An der lateralen Seite der Basis des

Phalluszapfens hat sich eine ektodermale Einsenkung in die Tiefe gebuchtet und ist bereits zu einem ovalen größeren Drüsensäckchen herangewachsen, das dorsal von dem lateralen Muskelbündel in der Schwanzregion, d. h. hinter Urodäum und Aftermembran liegt und ein winziges spaltförmiges Lumen zeigt. Seine Wand besteht aus dichtgedrängtem Ektodermepithel und einer ansehnlichen bindegewebigen Hülle. Das ist die Drüse, welche bereits RETZIUS (24) als Analsack beschrieben hat. Während der Drüsenkörper selbst nahe der Medianebene der Schwanzwurzel liegt, biegt sein Ausführungsgang in leichtem Bogen lateral gegen die Basis des Phalluszapfens, um hier lateral von dem kurzen Muskelbündel mit einem außerordentlich feinen Lumen zu enden.

Bei dem gleichfalls oben (pag. 551) beschriebenen Embryo von *Anguis fragilis* (Taf. VIII Fig. 2, vgl. dazu Fig. 6), welche die embryonalen Anlagen beider Phallus eines 52 mm langen Embryos von *Anguis fragilis* von der Ventralseite zeigt), ist das Afterfeld schon bedeutender nach der Quere entfaltet, es misst bereits 0,72 mm. In Folge dessen stehen die paarigen Phalluszapfen weiter aus einander. Während meiner Untersuchung habe ich mich oft mit dem Einwande geplagt, ob nicht doch die frühere Ableitung der Phalluszapfen von der Aftergrubenwand den Thatsachen besser entspreche, allein die genaue Analyse jedes Einzelfalles überzeugte mich immer vom Gegentheile. Auch die Längsschnitte durch Embryonen von *Anguis* bestätigten den innigen Zusammenhang der Phalluszapfen mit den Seitenecken der oralen Afterlippe. Obgleich die Zapfen in Folge der transversalen Entfaltung des Afters weit lateral stehen, ragen sie doch von der oralen Afterlippe selbst hervor. Im Gegensatz zur geringen Höhe des Afterwulstes werden die beiden Phalli mächtig entfaltet. Schon bei dem in Rede stehenden Embryo hängen sie über den Afterrand ventral herab. Ihre Basis ist ein klein wenig in die lateralen Winkel des Afterfeldes versenkt und liegt, im Einklang mit der von vorn herein viel breiteren Form desselben, viel weiter seitlich von der eigentlichen Berührungsstelle zwischen Ektoderm der Haut und dem entodermalen Urodäum, als bei *Platydictylus*. Sie besitzen die Gestalt plumper, von der Basis bis zur Spitze ziemlich gleich starker Anhänge, deren ganz unbedeutend gekrümmte Spitze oralwärts gerichtet ist. Eine oberflächliche Hautrinne beginnt an der Basis jedes Zapfens zwischen den Afterlippen, um lateral aufsteigend an der äußeren Fläche desselben bis zur Phallusspitze ziemlich gerade, aber tiefer einschneidend zu verlaufen. Ich

hebe besonders hervor, dass die Hautrinne des Kopulationszapfens eine Differenzirung des Ektoderms ist, welches den ganzen Zapfen überkleidet. Das Epithel der mittleren Zone des Phallus ist stark gefaltet, wahrscheinlich um die für die spätere Einstülpung nothwendige Vergrößerung vorzubereiten. Auf Längsschnitten fällt im Inneren des Phallus ein starkes Muskelbündel auf, das, am dritten hinter der Afterspalte liegenden Schwanzwirbel inserirend, in leichtem Bogen bis in die Spitze des Phallus zieht und hier in einen dorsalen und ventralen Ast gegabelt wird. Während die Phalluszapfen an Größe wachsen, erfolgt der Afterdurchbruch durch Resorption des ektodermalen und entodermalen Epithels im Afterfelde. Hernach fallen die Afterlippen deutlicher in die Augen. Durch den Vergleich von jüngeren und älteren Embryonen, sowie von ausgeschlüpften Individuen, habe ich die Ansicht gewonnen, als erhielten die Afterlippen selbst einige Wachsthumseenergie, die vordere Lippe in stärkerem Grade als die hintere, um sich caudalwärts einigermassen zu strecken. Wenigstens liegt später die Grenzstelle zwischen Urodäum und äußerer Haut etwas unter dem Niveau der Afterlippen, und deren früher gegen das Afterfeld absteigende Seitenfläche erscheint bei älteren Thieren etwas breiter als bei jungen Embryonen. Die Seitenfläche, oder richtiger gesprochen die gegen das Afterloch schauende Seite bildet dann einen schmalen Ringsaum von niedriger cylindrischer und quer zusammengequetschter Gestalt, welcher als Wand des kurzen Proktodäums anzusehen ist.

Die Anfangs ventralwärts frei herabhängenden Phalluszapfen werden später der ventralen Bauchwand eng angeschmiegt. So schauen sie z. B. bei einem Embryo von *Platydaetylus* (7,7 cm Schnauze-Schwanzspitzenlänge) (Taf. VIII Fig. 7), dessen Afterfeld 2,5 mm breit und bereits zum Enddarm durchgebrochen ist, aus den lateralen Winkeln der Afterlippe als solide, kurze, zapfenförmige Anhänge heraus. Auf ziemlich breiter Basis sich entwickelnd, sind die Organe schräg lateral und auswärts gerichtet, und stellen nicht gleichmäßig cylindrische und gerade gerichtete Gebilde dar, sondern ihr freies Ende ist kolbig aufgetrieben und ventralwärts in oraler Richtung umgebogen, so dass sie, die Ventralfläche des Körpers nur wenig überragend, mit ihren distal stempelförmig verbreiterten Spitzen gegen den oralen, an der entsprechenden Stelle etwas eingebuchteten Afterrand schauen. An der dorsomedialen Fläche eines jeden Zapfens verläuft die Phallusrinne bis an die Zapfenspitze, um sich in eine von deutlich abgegrenzten Wülsten umgebene Ringfurche zu öffnen,

die um eine halbkugelige, median eingeschnürte Vorwölbung herumzieht (Taf. VIII Fig. 7).

Bei vollkommen entwickelten Sauriern und Schlangen finden wir die Kopulationsorgane in ihrer uns aus dem embryonalen Stadium vertrauten Form und Lage nur während des Begattungsaktes als lange, fingerförmige Anhänge an den lateralen Winkeln der Afterspalte hervorragend (Fig. 3). Sonst liegen sie schlauchförmig eingestülpt unter der Haut und einigen muskulösen Schichten des Schwanzes verborgen¹).

Fig. 3.

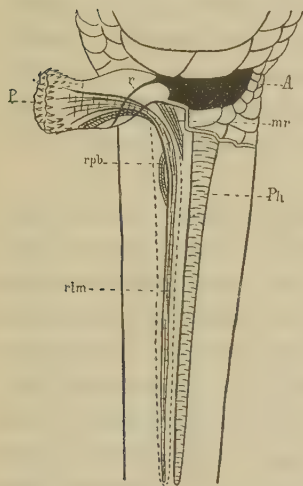


Fig. 4.

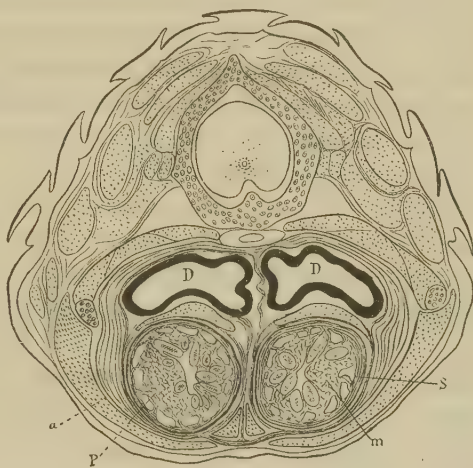


Fig. 3. Schematische Darstellung des Phallus von *Tropidonotus natrix*, 81 cm lang, links ausgestülpt, rechts in Ruhelage. 2/3. A Afterspalte, mr Musculus rectus phalli, P der erigirte Phallus, Ph der eingezogene Phallus, r Phallusrinne, rpb Musculus retractor phalli basalis, rtm Retractor phalli magnus.

Fig. 4. Querschnitt durch die Schwanzregion einer 7 Monate alten *Tropidonotus natrix*, dicht hinter dem After. 27/1. a Schicht der bogenförmig verlaufenden Muskeln, D Phallusdrüse, s Scheide des Phallusschlauchs, m Schleimhaut des Phallusschlauchs, P Phallus.

Da die Phalluszapfen bei ausgeschlüpften Thieren nicht mehr vorragen, müssen sie in späterer Embryonalzeit eingestülpt werden. Leider war ich nicht so glücklich, Zwischenstadien zu beobachten, die diesen Vorgang illustriren. In Folge dessen muss ich mich darauf

¹ Übrigens ist es nicht schwer, die Erektion künstlich hervorzurufen. Man braucht lebenden Thieren nur die Hand von der Rückenseite her zu nähern und mit Zeigefinger und Daumen in leise drückender Bewegung vom Schwanz gegen den After zu streichen.

beschränken, eine genauere Beschreibung des fertigen Zustandes zu geben und will zuerst die Ruhelage besprechen.

Bei einer einjährigen Ringelnatter (Tafelfig. 4) von 17,5 cm Körperlänge reichen die Phallusschläuche (*Ph*) in der Ruhelage von der Afterspalte an gerechnet 3,8 mm weit in den Schwanz hinein, als langgestreckte, kegelförmige Säcke, deren enges Lumen mit der Höhle des Proktodäums (*Pr*) nahe der oralen Afterlippe an zwei, lateral rechts und links liegenden, weit aus einander stehenden Stellen, also gerade an jenen Stellen, welche wir als embryonale Bildungsstätten der Kopulationsorgane kennen gelernt haben, kommuniziert. Um die eben ausgesprochenen Angaben zu bekräftigen, habe ich viele Schnittserien von sagittaler oder querer Richtung genau geprüft. Immer konnte ich feststellen, dass die Öffnung der Phallusschläuche am lateralen Ende der oralen Afterlippe sich findet, dass also wohl die Schläuche in der Schwanzregion lagern, während ihre Verbindung mit der Afterlippe, gegenüber dem embryonalen Zustande, nicht verändert ist.

Wenn man die Schwanzhaut vorsichtig abzieht, kommen sie nicht sogleich zum Vorschein (Fig. 3). Es ist erst nöthig, zwei Muskelschichten zu durchtrennen (Fig. 4). Die oberflächliche Schicht schräger Fasern ist zart und schwach, die darunter befindliche Lage von bogenförmig dorsolateral zur Medianebene gekrümmten Fasern dagegen sehr kräftig. Nachdem sie in der Medianebene gespalten und zur Seite geklappt sind, sieht man bei einer 81 cm langen Ringelnatter (Fig. 3) zwei 7,5 cm lange (vom hinteren Rande gerechnet), nach hinten verjüngte Stränge (*Ph*). Ihr vorderer, kleinerer, dem After benachbarter Abschnitt stellt den eigentlichen Begattungsschlauch (*Pen* Fig. 9) dar, der hintere, größere, schon durch seine Färbung unterscheidbare Theil den kräftigen Rückziehmuskel desselben, den Retractor phalli magnus (*rtm* Fig. 3). Die Wand des Phallusschlauches besteht aus einer inneren Schleimhaut (*m* Fig. 4) und einer schwach muskulösen Scheide (*S* Fig. 4). Das Lumen ist sehr eng und unregelmäßig, weil die Schleimhaut, für die Überkleidung des ausgestülpten und geschwellten Organs berechnet, während der geschlechtlichen Ruhezeit in mächtige Längsfalten gelegt ist. Ihr mehrschichtiges und stark verhorntes Epithel steht auf einer dicken Zone des für Schlangen überhaupt charakteristischen, stark faserigen, straffen Bindegewebes. Dorsal-medial von der muskulösen Scheide des Retractor phalli liegt eine sackartige Phallusdrüse (*D* Fig. 4), der Analschlauch von RETZIUS (24). Sie besaß bei einem

7 Monate alten Thiere eine Länge von ca. 3 mm. Ihre Wand setzt sich aus einem mehrschichtigen Plattenepithel zusammen, das gegen das Lumen zu verhornt. Sie mündet durch einen von starken Ringmuskellagen umgebenen Ausführgang lateral oral an der Öffnung des Phallusschlauches (Tafelfig. 4 *n*).

Über die Schleimhaut des Penis springen die seit Langem bekannten Zähne in großer Zahl und zierlicher Anordnung vor (Fig. 3 *P*). F. LEYDIG (13) hat sie zuerst untersucht, und mit Recht als echte Hautknochen erkannt. Ich kann die Angaben LEYDIG's im Großen und Ganzen bestätigen.

Die Größe und Form der Hautgebilde ist sehr verschieden. Sie treten in zwei Formen auf, entweder als breitere, stark gekrümmte Haken mit dreieckig verbreiteter, ca. 0,2 mm langer Basis, oder als kleinere, schmale, mehr oder weniger sichelförmig gekrümmte Dornen, deren Basis stielförmig ausgezogen ist. Die schmalen Formen haben eine durchschnittliche Länge von 0,2—0,5 mm, die breiteren eine Höhe von ca. 0,5 mm. Einzelne mehr gerade Zähne erreichen die enorme Größe von 2,5—5,0 mm. Man kann an ihnen deutlich einen tief in das Bindegewebe der Schleimhaut eingebetteten Basaltheil, sowie die über die Schleimhaut vorragende Spitze erkennen. Sämmtliche Stacheln liegen unterhalb des verhornten Epithels, doch ragen ihre Spitzen bis an die obersten Hornschichten, welche den Stachel auch dann umkleiden, wenn er höher über die Oberfläche des ausgestülpten Penis hervorragt. Es ist möglich, dass während der Begattung die zarte Epitheldecke zerreißt, doch habe ich das nicht beobachtet. Die Stacheln zeigen faserknorpelige Struktur und sind reichlich mit Kalksalzen imprägnirt. Bei jungen 7 Monate alten Ringelnattern waren die Stacheln von einem Bindegewebszapfen durchzogen (Fig. 10). In älteren Stacheln fehlt dieser Kern, wesshalb man wohl annehmen darf, dass er verknöchert.

Das Vorkommen von Knochenstacheln in der Penisschleimhaut erscheint, wie LEYDIG (l. c. pag. 51) mit Recht bemerkt, desshalb beachtenswerth, weil bisher bei keiner Schlange Knochen des Integumentes nachgewiesen sind, während Cutisverknöcherungen bei Sauriern, Schildkröten, Krokodilen und Dinosauriern regelmäßig vorkommen. Er setzt diese Thatsache mit der raschen und vielseitigen Biegsamkeit des Schlangenkörpers in Beziehung, welche wohl nicht möglich wäre, wenn die Haut durch Knochentäfelchen bepanzert sei. Vom morphologischen Standpunkte ist es interessant, dass bei den Schlangen, wenigstens in skizzenhafter Weise, der fast allen Repti-

lien eigenthümliche Charakter in den Zähnchen des Phallusschlauches angedeutet ist und damit die stilistische Einheit der großen Gruppe gewahrt bleibt.

Die tieferen Schichten der Schleimhaut des Phallusschlauches sind von zahlreichen Bluträumen durchsetzt (Fig. 4), bilden also eine Art von cavernösem Gewebe, dessen pralle Füllung die Erektion unterstützt. Im Ruhezustand bei jüngeren Thieren nur schwer erkennbar, fällt es am erigirten Penis älterer Individuen besser auf.

Am caudalen Blindende des Kopulationsschlauches inserirt der große Rückziehmuskel, Retractor phalli magnus (*rtm* Fig. 3), ein Strang von auffallender Länge und Stärke. Sein Durchmesser beträgt in seiner dicksten mittleren Zone 4 mm. Ein zweites, kürzeres Muskelbündel, Retractor phalli basalis (Fig. 3 *rp b*), das wir schon bei der Beschreibung des jüngeren Stadiums kennen gelernt haben, liegt dorsolateral von dem starken Muskel und zieht an die laterale Wand des Phallusschlauches.

Die anatomische Untersuchung lehrte uns kräftige, muskulöse Vorrichtungen kennen, die den erigirten Penis in seine Ruhelage bringen. Die Einrichtung zur Erektion ist dagegen nicht so klar ausgesprochen, und ich kann mich auch nur vermuthungsweise darüber äußern. Vielleicht üben bei erschlafften Retraktoren die Bogenmuskeln der inneren Hautschicht (Fig. 4 *a*) einen pressenden Druck auf das Blindende des Phallusschlauches aus und treiben dasselbe unter gleichzeitiger Umstülpung gegen die Aftermündung vor. Ist das Blindende einmal über den Afterrand getreten, so wird wahrscheinlich die Kontraktion der Aftermuskulatur den Blindschlauch ganz herauspressen und zugleich stärkere Blutzufuhr in das Schwellgewebe den nunmehr äußerlich hervorragenden Begattungsanhang versteifen, so dass für eine kurze Spanne der ursprüngliche embryonale Zustand hergestellt wird. Die Oberfläche des Kopulationsorgans ist mit zahlreichen gegen seine Basis gerichteten Zähnen besetzt, die besonders am distalen Ende zu einem dichten Kranze zusammentreten (Fig. 3). Mit der Ausstülpung wird auch die Phallusrinne (*r*) sichtbar, welche aus den seitlichen Afterwinkeln auf die mediale Basis des Penis tritt und dann in leichtem Bogen über die caudale Fläche auf die laterale Seite verläuft und bis zur Spitze vordringt. Sie ist sehr tief und eng und treibt am Grunde seitliche Aussackungen, so dass sie auf Querschnitten ein ankerförmiges Lumen zeigt. Der am caudalen Ende des Kopulationssackes haftende Retractor magnus reicht nach der Ausstülpung natürlich axial bis in die Phallusspitze, während

der kürzere Retractor basalis ungefähr in der Mitte der caudal-lateralen Fläche inserirt. Neben diesen beiden innerhalb der Penisscheide liegenden Muskeln tritt an die caudale Basis des Penis und den benachbarten hinteren Afterrand ein drittes schwaches Muskelbündel (Fig. 3 *mr*), Musculus rectus phalli, das vielleicht zur Erweiterung der Afterspalte dient.

Wenn ich am Schlusse meiner Untersuchung das Resultat derselben zusammenfasse, so lässt sich mit Bestimmtheit sagen, dass der paarige Phallus der Eidechsen und Schlangen als äußerer Auswuchs der ventralen Rumpfwand in der Gegend des Afterfeldes zu betrachten ist. Denn er entsteht als ein Paar solider Zapfen in den lateralen Ecken der Orallippe des Afterringwulstes. Später giebt er die typische Form zeitweilig auf, um sie beim Begattungsakte wieder anzunehmen. So sehr sich sein äußeres Ansehen ändert, die Beziehungen zum ursprünglichen Mutterboden bleiben bestehen, die eingestülpten Phallusschläuche münden immer an den Seitenwinkeln des Afterspaltes. Diese Thatsachen scheinen für die Vergleichung mit den höheren Typen bedeutsam. Dagegen tritt ganz in den Hintergrund, dass der Phallus scheinbar hinter dem After unter der Haut des Schwanzes liegt und der cavernösen und fibrösen Körper entbehrt.

Freilich sind damit nicht alle Fragepunkte geklärt, ganz besonders ist noch unbekannt, wie der zapfenförmige Zustand des Phallus in die Schlauchform verwandelt wird. Trotz meines eifrigen Bestrebens, die nöthigen Zwischenstadien zu sammeln, waren meine Züchtungsversuche von keinem Erfolge gekrönt, weil ich die Eier nicht über ein gewisses mittleres Stadium am Leben halten konnte. Die Lücke in meinen Beobachtungen vermag ich durch hypothetische Kombinationen nicht auszufüllen, doch möchte ich darauf hinweisen, dass zwei Möglichkeiten denkbar sind: Entweder stülpt sich jeder Phalluszapfen ein, indem seine Spitze sich zuerst taschenartig in die Zapfenbasis einsenkt, bis sie zum Grunde gelangt und schließlich darüber hinaus caudalwärts als Blindschlauch vorwächst. Dieser Gedanke drängt sich als einleuchtend Jedem auf, welcher die beiden Zustände in einen bildungsgeschichtlichen Zusammenhang zu bringen versucht.

Es könnte aber auch möglich sein, dass die Phalluszapfen während später Embryonalzeit zum größten Theil rückgebildet wurden und der Phallusblindschlauch von der Basis der Zapfen aus als epitheliale Neuwucherung in die Schwanzwurzel vordränge. Zu Gunsten

dieser Vermuthung könnte man das Zusammenkrümmen der Anfangs gerade gestreckten Phalluszapfen und ihr Verschwinden in der Afterspalte anführen. Aber alles das sind nur Vermuthungen, welche durch weitere Arbeiten auf ihre Richtigkeit geprüft werden müssen.

Erlangen, 1. December 1901.

Litteraturverzeichnis.

- 1) BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Anatomie. 1881. Bd. II.
- 2) BOAS, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. 1891.
- 3) BRAUN, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arbeiten aus dem Würzburger Zool. Institut. Bd. IV. 1877—1878.
- 4) BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Fortgesetzt von C. K. HOFFMANN. Bd. VI. Abth. III. Reptilien. 1890.
- 5) COPE, Annual Report of the Smithsonian Institution 1898 U. S. National Museum, Washington City 1900. The Crocodilians, Lizards and Snakes of North America by Edward Drinker.
- 6) CUVIER, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1810.
- 7) DISSELHORST, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere. Wiesbaden 1897.
- 8) GADOW, HANS, Remarks on the Cloaca and on the Copulatory Organs of the Amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society of London for the Year 1887.
- 9) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie. 1. Aufl. 1859, 2. Aufl. 1874, 3. Aufl. 1901. II. Bd.
- 10) HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1889. Bd. XLVIII.
- 11) — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane der Anamnia. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1886. Bd. XLIV.
- 12) LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
- 13) — Über die einheimischen Schlangen. 1883. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturforsch. Gesellschaft. Bd. XIII. 1884.
- 14) MÜLLER, JOH., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.
- 15) — Über zwei verschiedene Typen im Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußenartigen Vögeln und über die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbelthieren überhaupt. Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften. Berlin 1836.
- 16) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter. 1839.
- 17) — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
- 18) — Untersuchungen über die Entwicklung der Schildkröte. 1848.
- 19) SANDERS, H., Der Naturforscher. 17. und 18. Stück. 1782.
- 20) (21) v. SIEBOLD und STANNIUS, Vergleichende Anatomie. 1846.

- 22) STURM, JACOB, Deutschlands Fauna. 1802.
 23) SWAMMERDAM, JOH., Biblia naturae. 1752.
 24) RETZIUS, Anatomisk undersökning öfver några delar af Python bivittatus.
 in: Kon. Vet. Akad. Handb. Stockholm 1830, Isis 1832.
 25) WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie. 1886 und 1898.
 26) WYDER, L'histoire nat. des Serpens de la Suisse 1826.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

<i>A</i> Allantois,	<i>Ph</i> Phallus,
<i>Af</i> Afterfeld,	<i>Pr</i> Proktodäum,
<i>C</i> Koprodäum,	<i>r</i> Phallusrinne,
<i>cl</i> caudale Afterlippe,	<i>St</i> Stiel des Urodäums,
<i>D</i> Drüse des Urodäums,	<i>Ud</i> Urodäum,
<i>I</i> Isthmus des Urodäums,	<i>Ugt</i> Urogenitaltasche,
<i>K</i> Kamm des Urodäums,	<i>Ur</i> Ureter,
<i>m</i> Mündungsgang der Phallusdrüse,	<i>w</i> orale Grenze des Proktodäums,
<i>M.G</i> MÜLLER'scher Gang,	<i>W.G</i> WOLFF'scher Gang.
<i>ol</i> orale Afterlippe,	

Die Fig. 1—4 sind so orientirt, als schaute der Betrachter gegen die linke Seite des stehenden Thieres, dessen Kopfende links, dessen Schwanzende rechts zu denken ist.

- Fig. 1. Längsschnitt durch das Darmende von *Platydictylus guttatus*. Embryo von 5,4 cm Schnauze-Schwanzspitzenlänge. Nach einem Rekonstruktionsmodelle. Vergrößerung 25/1.
 Fig. 2. Längsschnitt durch das Darmende von *Anguis fragilis*. Nach einem Rekonstruktionsmodelle. Vergrößerung 41/1.
 Fig. 3. Längsschnitt durch das Urodäum eines Embryos von *Tropidonotus natrix* nebst Afterfeld. Nach einem Rekonstruktionsmodelle. Vergrößerung 50/1.
 Fig. 4. Längsschnitt durch das Darmende von *Tropidonotus natrix* ♂, einjähriges Thier. 17,5 cm lang. Nach einem Rekonstruktionsmodelle. Vergrößerung 15/1.
 Fig. 5. Längsschnitt durch das Urodäum und Afterfeld eines jungen Embryos von *Tropidonotus natrix*. Nach einem Rekonstruktionsmodelle. Vergrößerung 35/1.
 Fig. 6. Ventralansicht des Afterfeldes, sammt Afterlippe und Phalluszapfen eines Embryos von *Anguis fragilis* (52 mm lang). Vergrößerung 13/1.
 Fig. 7. Ventralansicht des Afterfeldes nebst Phalluszapfen eines Embryos von *Platydictylus guttatus*, 7,7 cm Schnauze-Schwanzspitzenlänge. Vergrößerung 15/1.

II.

Die Schildkröten und Krokodile.

Von

Karl Hellmuth,

städtischem Bezirksthierarzte in Nürnberg.

Mit 25 Figuren im Text.

Die Schildkröten sind bisher Stiefkinder der wissenschaftlichen Forschung gewesen. Wer sich mit irgend einer anatomischen Frage ihres Körperbaues beschäftigt hat, weiß, dass er in den Abhandlungen der letzten Jahrzehnte wenig Aufklärung finden kann. Darum ist es für meine Zwecke nicht erforderlich, eine vollständige Übersicht älterer Litteratur zu geben, zumal die Beschreibungen der Kloake aus früherer Zeit stammen und voll von Widersprüchen sind. Als HOFFMANN die Abtheilung »Schildkröten« in BRONN's großem Sammelwerke bearbeitete, hat er zwar versucht, die Angaben älterer Forscher kritisch darzustellen, doch war es ihm unmöglich, wirkliche Klarheit zu schaffen, und sein Versuch zeigt, dass dazu neue selbständige Untersuchungen vonnöthen sind. Der unzulängliche Zustand unserer Kenntnisse hat vor drei Jahren FR. VON MÖLLER (Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. LXV. 1899 pag. 573—598) veranlasst, an einer verhältnismäßig großen Anzahl von Schildkrötenarten Beobachtungen über die Kloake und ihre Beziehungen zum sogenannten Sinus urogenitalis anzustellen. Ich will den wesentlichen Inhalt derselben gleich hier besprechen, weil sie den Anspruch erheben, einen wirklichen Fortschritt unserer Kenntnisse zu bringen:

Die Kloake des Männchens von *Emys lutaria* ist ein dorso-ventral abgeplatteter Schlauch, dessen hinteres Ende mit einem quer gelegenen Afterspalt nach außen mündet, während das nahezu runde vordere Ende sich in zwei enge Kanäle theilt, das dorsale Rectum und den ventral gelegenen, ganz kurzen Sinus urogenitalis, der sogleich in den Hals der Harnblase übergeht. Zwei von der rechten und linken Seitenwand hereinspringende Falten gliedern die Höhle

der Kloake und theilen von einem weiteren dorsalen Abschnitte eine mediale Ritze, welche etwas hinter der Öffnung des Rectums in die Kloake beginnt und in gerader Richtung bis nahe an die äußere Kloakenöffnung verläuft. Nahe der Rectalöffnung weichen die Falten etwas mehr aus einander zu einer ziemlich stark klaffenden, circa 5 mm langen spaltförmigen Öffnung.

Der Kloakenraum communicirt also durch eine vordere dorsale Öffnung mit dem Rectum und durch eine hinter der Rectalöffnung liegende, kurze medio-ventrale Längsspalte mit dem Sinus urogenitalis; außerdem führen paarige Öffnungen der lateralen Kloakenwand in die beiden dorsal gelegenen Analblasen. Der kurze Sinus urogenitalis ist durch einen Sphinkter am Hals der Harnblase nach vorn abgegrenzt; in ihm liegen zwei kleine Zapfen, die Urogenitalpapillen, welche als besonders differenzirte und zipfelförmig ausgezogene Falten der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis aufzufassen sind. An der Spitze der Zapfen mündet das Vas deferens, an ihrer Basis die Ureteren. Die hintere ventrale Wand des Sinus urogenitalis ist durch eine mediane Rinne vertieft, welche ganz allmählich in die Samenrinne des Penis übergeht.

Die Kloake des Weibchens von *Emys lutaria* ist nicht abgeplattet wie beim Männchen, sondern drehrund; die Mündung des Sinus urogenitalis in die Kloake ist viermal so lang als beim Männchen, wie auch der Sinus selbst hier viel weiter ist.

Auf Grund dieser Beschreibung behauptet FR. VON MÖLLER, dass es »bei den erwachsenen Exemplaren von *Emys lutaria* beider Geschlechter bereits zu einer völligen Trennung von Kloake und Sinus urogenitalis gekommen ist«, und schlägt, um »dieses wichtige Ergebnis ein für alle Mal festzulegen«, vor, die trennende Falte zwischen Sinus urogenitalis und Rectum das Septum urorectale zu nennen.

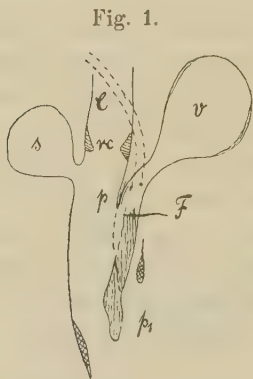
Da VON MÖLLER das Septum urorectale bei jungen Schildkröten noch nicht vollkommen entwickelt fand, vermuthete er, dass es überhaupt noch nicht zur Bildung eines Sinus urogenitalis gekommen ist; dieselbe sei erst beim erwachsenen Thier vollendet; die Bildung des Septum urorectale erfolge in der Weise, dass an der Stelle, wo die ventrale Wand des Rectums und die dorsale des Blasenhalses in einander und in die Seitenwände der Kloake übergehen, aus diesen letzteren zwei laterale, einander gegenüberliegende Falten sich erheben und einander entgegenwachsen, um schließlich durch mediane Verschmelzung das Septum zu bilden.

Aus seiner höchst unklaren und oberflächlichen Beschreibung einiger Querschnittserien geht hervor, dass er sich von denselben keine richtige körperliche Vorstellung bilden konnte. So kommt er zu der Ansicht, dass der später von ihm als Sinus urogenitalis bezeichnete Raum erst allmählich von der Kloake abgetrennt wird; er schildert eine männliche Emys von 3,65 cm Plastronlänge, bei welcher zwar der Raum, der die Mündungen der Ureteren enthält, schon vollkommen von der Kloake abgeschlossen ist, die Vasa deferentia aber noch in die Kloake münden.

Von den früher erschienenen Arbeiten brauche ich C. K. HOFFMANN's Werk (BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd., 3. Abth., Reptilien. I. Schildkröten. Leipzig 1890) nicht zu besprechen, denn darin wird, trotzdem ein Abschnitt »Kloake« überschrieben ist, nur eine Schilderung der Analsäcke gegeben.

Wichtiger sind GADOW's Ansichten, welche Herrn VON MÖLLER gänzlich entgangen sind.

GADOW hat, als er die Unterscheidung von drei getrennten Abschnitten in der bisher als Kloake bezeichneten Region des Enddarmes, nämlich des Koprodäums, Urodäums und Proktodäums erkannt hatte, auch die Schildkröten darauf geprüft, ob sie der bei den Sauropsiden gültigen Regel unterthan seien. Er erklärt:



Schematische Zeichnung der Schildkrötenkloake. Kopie nach GADOW.

C Koprodäum, F die Falte zwischen Urodäum und Proktodäum, rc die Falte zwischen Urodäum und Koprodäum, p₁ Kopulationsgan, p Längsfalte, s Analsack.

Die Chelonia stellen einen Mitteltypus zwischen den Straußen und den Monotremen dar und haben gleichzeitig Ähnlichkeit mit den Sauriern. Das Rectum, welches sich nicht zu einer Kothkammer — Koprodäum — erweitert, wird von der Kloake durch einen sehr deutlichen inneren Ringmuskel getrennt. Die Geschlechts- und Harngänge münden getrennt in einen weiten Sinus urogenitalis, der durch einen weiten Hals in die große ventrale Harnblase führt; andererseits steht er mit der Kloake durch eine große Öffnung in Verbindung, welche von

einer theils queren, aber hauptsächlich horizontalen Längsfalte umgeben ist, deren rechte und linke Hälften durch gegenseitige Annäherung die Höhle des Sinus urogenitalis vollständig schließen können. Dieser Verschluss ist beim lebenden Thier sehr fest.

Beim weiblichen Thier dehnen sich die Falten gewöhnlich nicht so weit nach dem Schwanze zu aus und erreichen die Wurzel der Clitoris nicht, weil dieses Organ sehr weit vom Sinus entfernt ist, besonders wenn es so klein ist wie bei *Chelys*. Beim Männchen dagegen erstrecken sich die *Crura penis* so weit nach dem Mastdarm zu, dass das Ende der dorsalen Samenrinne mit Hilfe der Falten den Samen aufnehmen kann. Die Trennungsfalte des Sinus urogenitalis setzt sich nämlich in die lose, scheidenartige Bedeckung des Penis fort und geht nahe der Eichel in die dünne Ventralwand des vestibularen Theiles der Kloake über neben der Insertion des *Musculus retractor penis*. Es ergiebt sich aus dieser etwas verwickelten Anordnung der kloakal-penialen Falte, dass der proximale Theil des Begattungsorgans außerhalb, d. h. in einem von den beiden Längsfalten abgetrennten Raume der Kloake liegt, während die Glans desselben in das Kloakenlumen hineinragt. Überdies umgeben die beiden Falten den erschlafften zurückgezogenen Penis wie eine rudimentäre Vorhaut, so dass die Ähnlichkeit mit den Einrichtungen bei *Ornithorhynchus* ziemlich groß ist. Man kann den Typus der Schildkrötenkloake auf die allgemeine Anordnung bei Sauropsiden durch die Annahme zurückführen, dass der ventrale Theil des Urodäums, gut entwickelt als Sinus urogenitalis, unvollkommen vom übrigen Urodäum abgetrennt wurde. Dadurch ist die Trennung in eine ventrale, als Weg der Urogenitalprodukte und als Lagestätte des Penis dienende Portion, sowie in eine dorsale Fäkalportion der Kloake in unvollständiger Weise ausgeführt. Auf jeden Fall ist hier die längere Zurückhaltung von Harn und Koth in einer gemeinsamen Kammer nicht möglich; Harn- und Kothentleerung sind getrennte Vorgänge, welche sich gegenseitig ausschließen.

GADOW legte der Kloake der Schildkröten eine wichtige Bedeutung bei, weil er glaubte, dass der gleiche Bau der Kloake mit geringfügigen Änderungen in der Richtung zu höherer Entwicklung auch bei Monotremen auftrete. Die Unterschiede liegen nach seiner Meinung hauptsächlich in der relativen Größe des Urodäums und Proktodäums und darin, dass der Penis in einer besonderen Nebentasche liegt, welche durch eine enge Öffnung dicht am ventralen Afterrande mit dem Reste des Proktodäums communicirt. Er leitet die Scheidewand, welche die Penistasche von dem übrigen Theil des Proktodäums trennt, von der ventralen Hälfte der bei Sauropsiden zwischen Urodäum und Proktodäum bestehenden Grenzfalte ab; denn diese Falte diene bei Krokodilen, Vögeln und Schildkröten als lose

Decke des Penis und stelle den Beginn einer präputialen Scheide vor. Bei den Monotremen werde die Falte bedeutend in der Längsrichtung verlängert, anstatt in querer Richtung.

C. GEGENBAUR (Vergl. Anatomie der Wirbelthiere, II. Bd. 1901 pag. 533) hat im vorigen Jahre folgende Ansicht veröffentlicht:

An der ventralen Wand der Kloake sondert sich aus der Schleimhaut ein Organ, welches zum Begattungsorgan (Phallus) wird. Bei

Fig. 2.

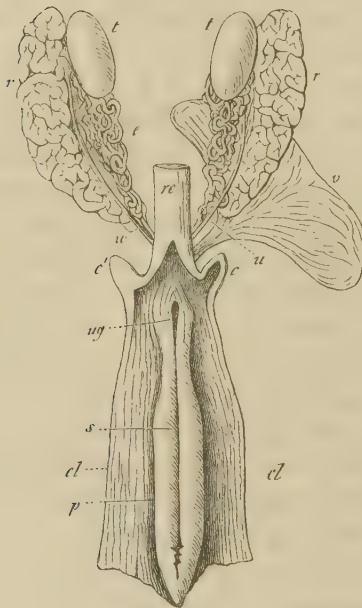


Fig. 3.

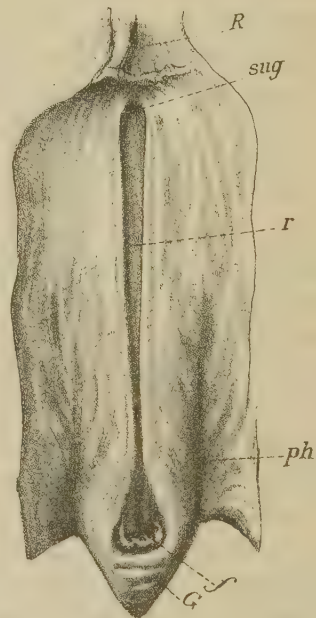


Fig. 2. Harn- und Geschlechtsorgane einer *Chelydra serpentina*. *r* Nieren, *u* Harnleiter, *v* Blase, *t* Hoden, *e* Nebenhoden und Vas deferens, *ug* Öffnung des Urogenitalsinus in die Kloake, *cl* Kloake von hinten geöffnet, *p* Phallus, *s* Phallusfurche, *re* Enddarm, *cc'* Blindsäcke der Kloake.

Fig. 3. Vorderfläche der Kloake mit Phallus von *Testudo* mit dem Ende des Rectums. *R* Rectum, *sug* Sinus urogenitalis, *r* Rinne, *ph* Phallus, *f* Grube, *G* Eichel des Phallus.

den Schildkröten erscheint dieses Gebilde im Zusammenhang mit den Ausmündungen der Urogenitalöffnungen; die Mündung des Ureters und der Geschlechtskanäle wird nicht mehr in der Kloake, sondern in der stielartigen Verbindungsstrecke der Harnblase mit der Kloake angetroffen. Jene Mündungen sind also auf ein Organ übergetreten, welches aus der Kloake sich gesondert hat, und befinden sich damit nicht auf fremdem Boden. Aber dieser Abschnitt des

Urachus oder der Blase gewinnt durch jene Ausmündungen eine andere Bedeutung; er wird zu einem Sinus urogenitalis, einer von der Kloake gesonderten, aus dem Urachus entstandenen Räumlichkeit, die aber in jene einmündet. Die Mündung des Urogenitalsinus ist gegen die Kloake zu von einer Falte umzogen, unter welcher sich auch von vorn her eine dünne Falte vorschiebt, so dass die Kommunikation mit der Kloake nicht so ganz einfach ist. Von der Mündung des Urogenitalsinus aus zieht sich nun eine scharf gesonderte, wenn auch Anfangs ziemlich seichte Rinne an der ventralen Kloakenwand hin. Sie erhält von letzterer aus eine Grundlage durch das Begattungsorgan, auf welchem sie ferner verläuft. Während der Anfangstheil dieses Gebildes als eine Sonderung der Kloakenwand erscheint, zeigt der weitere Verlauf das Organ in allmählich freierer Entfaltung, so dass sein auch im Volumen bedeutenderes Ende frei von der Wand sich fortsetzt. Das Ende kann als Eichel (Glans) bezeichnet werden. Die Umgebung der Schleimhaut bildet eine, wenn auch nicht scharf abgegrenzte Tasche, aus welcher der Phallus sich bildet. Ein fibröser Körper bildet die Grundlage des Organs und beginnt paarig, während er distal sich einheitlich gestaltet. Auf ihn setzt sich die erwähnte Rinne fort, deren Schleimhautauskleidung durch Schwellgewebe gebildet wird. In den als Eichel bezeichneten freien Abschnitt des Phallus senkt sich die Rinne tief ein, und hier ist auch das Schwellgewebe am bedeutendsten entfaltet.

Die Ansichten der drei Forscher, welche ich eben berichtet habe, stimmen in dem Grundgedanken überein, dass die Kloake der Schildkröten Umbildungen, homolog der Spaltung des Harn-Geschlechtsweges von dem kothleitenden Rectum der Säugethiere, erfahren habe. Sie werden von der mehr oder weniger bestimmt ausgesprochenen Überzeugung geleitet, hier seien primitive Verhältnisse gegeben, welchen diejenigen der hypothetischen Promammalia ziemlich ähnlich vermuthet werden dürfen. So vielfach diese Ansicht auch getheilt wird, der zwingende Beweis für ihre Richtigkeit wurde bis heute noch nicht geführt. Vielmehr hängen Alle derselben mehr aus dem Grunde an, weil sie einleuchtend erscheint und gefällt. Nachdem durch die Untersuchungen im hiesigen zoologischen Institute das Vorkommen und die typischen Formeigenschaften des Urodäums bei

Fig. 4.



Querschnitt durch die Kloake einer Schildkröte (schematisirt).

f fibröser Körper, auf welchem die vom Schwellgewebe umgebene Samenrinne *r* verläuft, *v* Wand der Kloake. (Nach Boas.)

den Eidechsen und Schlangen festgestellt war, entstand die Frage, wie sich die Schildkröten in dieser Beziehung verhalten und wie die allgemein gelehrte Abspaltung des Sinus urogenitalis erfolge. Zugleich war zu erörtern, ob die stilistischen Beziehungen des Urodäums zu der Sondereinrichtung bei den Säugethieren wirklich so innig sind, wie man bisher angenommen hatte. Ich folgte gern der Aufforderung des Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN, diese Untersuchung an Embryonen von *Emys lutaria taurica* zu führen, welche Herr Prof. Dr. MEHNERT in Halle in liebenswürdigster Weise geschenkt hat. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN für die mir durch Rath und That in reichem Maße gewährte Unterstützung, sowie Herrn Prof. Dr. MEHNERT für sein hochherziges Entgegenkommen auch an dieser Stelle meinen lebhaften Dank zum Ausdruck zu bringen.

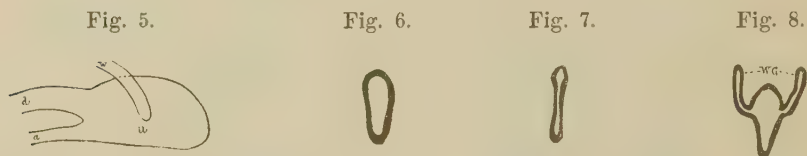


Fig. 5. Seitenansicht des Urodäums eines ganz jungen Embryos von *Emys lutaria*. Nach dem Wachsmodelle. Vergr. 24/1.

a Allantois, d Darm, u Urodäum, W Wolff'scher Gang.

Fig. 6, 7, 8. Querschnitte durch das Urodäum des gleichen Embryos wie Fig. 5. Vergr. 24/1.

Fig. 6. Querschnitt in der Gegend des Darm- und Allantoismundes.

Fig. 7. Querschnitt durch das caudale Blindende.

Fig. 8. Querschnitt mit der Mündung der Wolff'schen Gänge (WG).

Bei ganz jungen Embryonen ist ein typisches Urodäum angelegt, wie bei den Eidechsen und Schlangen, d. h. eine erweiterte und blind geschlossene Endkammer des Darmes, in welche Allantois und die Urogenitalgänge münden. Dieselbe zeigt in der Seitenansicht die Form eines unregelmäßig vierkantigen Sackes. Man darf sich durch dieses Wort jedoch nicht zu dem Glauben verleiten lassen, als sei die Wand des Urodäums drehrund gekrümmt, etwa wie man sich den Darm vorstellt; dasselbe ist vielmehr in geringem Grade seitlich komprimirt, so dass es mehr in der dorsoventralen Richtung als lateral entfaltet ist. Die dorsale Zone ist transversalwärts ausgebaucht, besonders in der Nähe der Stelle, wo Enddarm und Allantois in dasselbe übergehen (Fig. 6); dort zeigt es ungefähr birnförmigen Querschnitt, indem die dorsale Zone des Urodäums rinnenförmig gekrümmt

ist, während die seitlichen Wände gegen die ventrale Mittellinie konvergieren. Caudalwärts wird das Lumen enger, weil die dorsale Excavation an Größe abnimmt, und nahe dem analen Blindende stehen die beiden Seitenwände ziemlich parallel, ein senkrechtes spaltförmiges Lumen umschließend (Fig. 7). Das Urodäum ist noch außerordentlich klein; seine Länge beträgt nur 0,5 mm; dagegen ist die Lichtung verhältnismäßig weit. Um die Form noch genauer zu schildern, will ich sagen, dass es auf den ersten fünf Schnitten = 0,1 mm, von der Afterstelle an gerechnet, die Form eines seitlich komprimierten Schlauches mit einer leichten ventralen Gabelung besitzt, um dann in eine ovale Querschnittsform mit ventral gerichteter Spitze überzugehen. Urogenitaltaschen als besondere Aussackungen der urodäalen Wand sind noch nicht angelegt. Es münden vorerst nur die WOLFF'schen Gänge in die Endkammer des Darmes, aber nicht dorsal wie bei den Eidechsen und Schlangen, sondern ventralwärts verschoben, ungefähr in der Mitte der Seitenwand (Fig. 8). Darin ist ein wesentlicher Unterschied gegen die Säugethiere zu sehen, wo die WOLFF'schen Gänge ihre Öffnung an der dorsalen Wand des Urodäums zeit lebens behaupten. Die Mündungsstelle derselben liegt 0,22 mm vom hinteren Blindpol des Urodäums entfernt. Oralwärts von dieser Zone nimmt das Lumen des Urodäums in dorsoventraler Richtung etwas ab, während sein Querdurchmesser zunächst in der dorsalen, bald darauf aber auch in der ventralen Zone eine Verbreiterung erfährt, mit anderen Worten: Sein Querschnitt verliert die birnförmige Gestalt und wird mehr rundlich. 0,5 mm, von der Afterstelle an gerechnet, liegt die Grenze gegen den Enddarm und den darunter liegenden dorsoventral abgeplatteten Allantoisstiel (Fig. 5).

Das Urodäum liegt dem Ektoderm der Ventralwand des Embryonalkörpers sehr benachbart, die zwischengeschobene Mesoderm-schicht ist ganz außerordentlich dünn, und zwar erstreckt sich die Nachbarschaft auf den ganzen hinteren Theil des Urodäums, bis über die Einmündung der WOLFF'schen Gänge hinaus; dann biegt das Urodäum in ein etwas höheres Niveau und ist am weitesten entfernt an der Gabelung in Enddarm und Allantois. Äußerlich markirt sich die innige Lagebeziehung zwischen Urodäum und Ektoderm durch einen unbedeutenden schmalen und niedrigen medianen Längswulst, der gegen das Blindende des Urodäums an Höhe in geringem Grade zunimmt. Er fällt fast gar nicht auf, wenn man bloß die Querschnittsreihe studirt; erst auf dem Rekonstruktionsmodelle erkennt man seine Anwesenheit.

Bei einem zweiten, nicht viel größeren Embryo ist die Endblinderkammer des entodermalen Darmes 0,52 mm lang, also nur in ganz unbedeutendem Maße gegen das vorhergehende Stadium gewachsen, wo die Länge 0,50 mm beträgt. Um so auffallender aber ist die Form des Urodäums von dem vorher beschriebenen Zustande verschieden, denn das Urodäum hat hier keine weite Lichtung, sondern ist seitlich komprimirt. Das Lumen erscheint auf den meisten Querschnitten schlitzförmig (vgl. Fig. 7) und die Epithelwand desselben wie ein in der Medianebene der Beckenregion unterhalb der Chorda dorsalis stehender Schmalschlauch. Dadurch stimmt die Anlage der urodäalen Endkammer mit der bei höheren Amnioten, nämlich den Vögeln und Säugethieren, beobachteten embryonalen Form überein. Dieser Stilzug weicht zugleich ganz wesentlich von dem zur transversalen Verbreiterung geneigten Charakter des Urodäums bei Schlangen und Eidechsen ab.

Bereits 0,125 mm von der Afteröffnung entfernt, lässt das Urodäum zwei morphologisch ganz verschiedene Zonen erkennen, und zwar einen dorsalen, höheren, schlitzförmigen Theil und eine kleinere, ventrale, rundliche Erweiterung, die jedoch nur 0,1 mm lang ist und erst in späteren Stadien Bedeutung gewinnt. 0,25 mm vom After entfernt, zeigt die dorsale Wand des Urodäums je eine kleine laterale Epithelausbuchtung, die nur 0,1 mm weit zu verfolgen und vielleicht als Anlage der Analsäcke zu betrachten ist. 0,375 mm vom After entfernt münden auch dorsal über dem Allantoisstiel die WOLFF'schen Gänge in die klein angelegten lateralen Urogenitaltaschen; der dorso-ventrale Durchmesser des Urodäums erscheint hier kürzer als in der caudalwärts dahinter liegenden Zone. Oralwärts von den Urogenitaltaschen liegt die Grenzstelle des Urodäums gegen den dorso-ventral abgeplatteten Allantoisstiel und den kleinen cylindrischen Enddarm.

Das Urodäum ist an seinem caudalen Ende bereits gegen das Ektoderm durchgebrochen und hat eine kleine ovale Afteröffnung erhalten. Oralwärts vor dem After erhebt sich ein großer kegelförmiger Zapfen der ventralen Körperwand, die orale Afterlippe, welche caudalwärts an der Afteröffnung etwas verschmälert erscheint.

Im nächsten Stadium, Embryonen von 6—8 mm Rückenschilddänge, erscheint das Urodäum bereits weit mannigfaltiger modellirt und zu einer Form geführt, deren wesentliche Grundzüge während des ganzen Lebens dauern und nur in nebensächlichen Punkten geändert werden. Darum wird es nothwendig, dieses Stadium genauer

zu schildern. Ich will vorausschicken, dass der Durchbruch zur äußeren Haut am hinteren Blindende des Urodäums schon erfolgt ist und eine kleine rundliche Afteröffnung geschaffen hat. Das Urodäum selbst zerfällt deutlich in zwei, jetzt noch ungefähr gleich lange, hinter einander folgende Theile, eine orale und eine caudale Hälfte von ungleicher Höhe. Während nämlich die orale, an Allantoisstiel und Enddarm anschließende Hälfte als sehr niedriger Schlauch dahin zieht, ist die caudale Hälfte auffallend stark dorsalwärts erhöht. Dadurch markirt sich eine bereits bei jüngeren Embryonen vorhandene Eigenart des Urodäums in bedeutenderem Maße. Also herrscht in dieser Gruppe der Reptilien nicht die von den Schlangen und Eidechsen her gewohnte Regel, dass das Urodäum an der Mündungsstelle der Urogenitalgänge blasig zur sogenannten Kammer erweitert wird, im caudalen Isthmusabschnitt dagegen die cylindrische Gestalt behält. Die Verhältnisse bei den Schildkröten sind gerade umgekehrt; denn das Urodäum erscheint von allem Anfange an als enger Kanal an der Einmündung des Enddarmes, der Allantois und Urogenitalgänge und wird in dieser Zone niemals mit einem größeren Lumen begabt; die caudale Hälfte dagegen ist in dorsaler Richtung hoch ausgezogen.

Bei den kleinen Embryonen, deren Rückenschildlänge ungefähr zwischen 4—10 mm schwankt, ist das Urodäum gleich sämtlichen anderen Eingeweiden in sehr zierlichen Dimensionen angelegt. Es muss natürlich bis zur Reife viel mächtiger entfaltet werden, um als Ausleiteweg für Koth, Harn und Geschlechtsprodukte zu dienen. Aber die für die Bedürfnisse des lebenden Thieres unumgängliche Vergrößerung der ganzen terminalen Darmkammer wird nicht durch allseitiges, d. h. für die meisten Punkte der Wand gleichmäßiges Wachsthum erzielt, wie etwa bei Reptilien und Vögeln, sondern durch ganz eigenartige Processe, welche als Faltenbildung der urodäalen Wand anheben. Wenn ich dieselbe nunmehr genauer schildere, möchte ich zum Verständnisse noch besonders betonen, dass in einem mehr oder weniger cylindrischen und theilweise dorso-ventral geblähten Rohre, wie es das Urodäum ist, die Bildung längsstreichender Falten durch Faltung der Schleimhaut bzw. des Entodermepithels veranlasst wird. Man hat darum bei der folgenden Beschreibung (Fig. 9) zu beachten

Fig. 9.



Schematische Darstellung der an der Schleimhaut des Urodäums auftretenden Nischen und Falten.

f typische Längsfalten, *u* Seitennischen, *v* Medianrinne, *d* dorsale Wand des Urodäums.

1) die Nischenbildung der Epithelschicht durch Aussackung derselben in peripherer Richtung, d. h. gegen die Mesodermhülle des Urodäums; auf diese Weise entstehen schmale oder weite, von der Urodämhöhle in die Schleimhaut bezw. das Epithel eingesenkte Längsgruben oder Längsbuchten (Fig. 9 *n*). Sie werden immer unter der Voraussetzung beschrieben, dass das beobachtende Auge inmitten der Urodämhöhle steht und gegen die Wand schaut, um die dort gegebene Begrenzung des Lumens wahrzunehmen. 2) Springt die Schleimhaut zwischen den Nischen der Darmlichtung faltenartig in das Lumen, so dass zwischen zwei benachbarten Nischen trennende Längswülste hinziehen (Fig. 9 *f*).

Fig. 10.



Fig. 10—14. Querschnitte durch das Urodäum eines etwas älteren Embryos von *Emys lutaria*. Vergr. 23/1.

Fig. 10. Querschnitt der oralen Zone, typisches Bild.

Gemeinsame Bezeichnung für Fig. 10—14.

- A* Allantois,
- D* Darm,
- f* typische Längsfalte,
- l* sekundäre Längsfalte der Caudalzone,
- m* Medianwulst des dorsal. Gewölbes,
- n* Seitennische,
- r* Medianrinne,
- s* sekundäre Seitennische der Caudalzone,
- u* Urogenitaltasche.

Erinnert man sich jetzt des oben besprochenen Stadiums in der Urodäumentwicklung, als die lateral komprimierte und analwärts dorso-ventral entfaltete Gestalt der terminalen Darmkammer einem senkrecht gestellten Flachschlauch von keilförmigem Querschnitt verglichen werden konnte, so ist das Urodäum in späterer Embryonalzeit davon durch mehrere neu entstandene Seitennischen unterschieden, welche seine Formzüge wesentlich beleben und ihm eine von den früheren Untersuchern nicht gebührend gewürdigte, noch dazu ziemlich complicirte Stilgestalt aufprägen. Auf Grund meiner Studien behaupte ich allgemein, das Urodäum der Schildkröten besitzt, im Gegensatz zu sämtlichen anderen Amnioten, die Neigung für solche laterale Aussackungen der Schleimhaut, welche an sich nicht zu breiter Entfaltung gestimmt sind und die Schaffung einer geräumigen, einheitlichen Höhle direkt ausschließen.

Die Seitennischen (Fig. 10) entstehen an der rechten und linken, zur Medianebeane etwas schräg geneigten Seitenwand des Urodäums, unterhalb der dorsalen, gekrümmten Wandzone und oberhalb des ventralen, immer stark komprimierten und ein rinnenförmiges Lumen (Fig. 10 *r*) begrenzenden Theiles, indem das Entodermepithel einer längeren Seitenwandstrecke sich durch energisches Wachsthum lateral ausbuchtet. Dadurch muss das Querschnittsbild stark verändert werden; ursprünglich von der simplen Gestalt eines Dreieckes mit gerundeten Ecken (Fig. 6), gleicht der Kontour der urodäalen Epithelwand (Fig. 10) später einem Anker

oder dem Medianschnitt durch einen Hutpilz. So sonderbar zunächst auch die neue Querschnittsfigur anmuthen mag, so ist sie doch nur einer kleinen Modifikation der primitiven Form zuzuschreiben. Wesentliche Merkmale der letzteren bleiben auch dauernd bestehen; z. B. ist im Zusammenhange (vgl. Fig. 8 und 10) damit, dass die seitlichen Abschnitte der epithelialen Tapete von der ventralen Bodenkante gegen die breite Rückendecke divergiren, während des ganzen Lebens dem Boden des Urodäums eine schmale Rinne eingegraben, d. h. das Epithel der Schleimhaut steht in zwei von einander wenig entfernten Ebenen zu beiden Seiten der schmalen Bodenrinne, während die urodäale Lichtung dorsal von einer breiten, aufwärts gekrümmten Epithelschicht, gleich einem flachen Tonnengewölbe überspannt wird. Nur seitlich fügt sich ein neuer Formzug durch die lateralen Epithelnischen hinzu. Da das Epithel der letzteren ohne Grenze in das dorsale Gewölbe übergeht, erinnert der Querschnitt durch Gewölbe nebst Nischen an den Querbügel eines Ankers oder einen Pilzhut (Fig. 9, 10).

Man kann die morphologischen Verhältnisse auch von einem anderen Standpunkte aus betrachten, indem man die Darmwand als produktive Stätte ansieht und verfolgt, in welcher Weise die faltige Modellirung derselben das Lumen des Urodäums beeinflusst. Dann kann man sagen, von der ventralen Hälfte der seitlichen Wände springen zwei Längsfalten (*f*) in die urodäale Höhle vor, die eine schmale Längsrinne zwischen sich fassen (Fig. 9, 10). Die Falten selbst besitzen zwei in das Lumen schauende Flächen, je eine in sanfter Krümmung lateralwärts geneigte Dorsalfläche (Fig. 9) und je eine vertikal in die Längsrinne abfallende Seite (Fig. 9). Die letzteren sind ungefähr parallel zur Medianebene gestellt und einander stark genähert, eben weil sie zwischen sich die ventrale Längsrinne (*r*) des urodäalen Lumens einschließen. Die dorsale Wand des Urodäums dagegen ist nicht gefaltet, sondern glatt und sphärisch gekrümmt, so dass sie wie ein flaches Tonnengewölbe über der ventralen Längsrinne nebst deren Randwülsten steht. Da die Masse der Randwülste seitlich von der Längsrinne liegt, muss sich der Bogen des dorsalen Gewölbes viel weiter lateralwärts spannen als der spaltförmige Eingang der ventralen Rinne reicht (Fig. 9, 10). Die ventralen Längsfalten (*f*) bilden nicht nur die Seitenwand der medianen Rinne, sondern auch den Boden der Seitennischen, deren andere dorsal gewölbte Wand unter scharfem Knicke vom lateralen Rande der dorsalen Fläche der Längsfalten emporsteigt. Die letzteren

springen so tief in das Lumen des Urodäums hinein, dass ihre dorsale, gekrümmte Fläche dem dorsalen Gewölbe dicht angenähert und von den eben genannten Wandpartien eine im Querschnitt halbmondförmig erscheinende Lichtung umschlossen ist, mit welcher der schmale Spalt der medianen Ventralrinne direkt zusammenhängt (Fig. 9, 10). Man darf das durch die ventralen Längsfalten eingengte Lumen des Urodäums einem lateinischen T mit abwärts gekrümmten Querarmen (Fig. 10) vergleichen und in demselben zwei Zonen unterscheiden: eine ventrale, schmale Medianzone von V-förmiger Gestalt und eine dorsale, viel größere Zone von halbmondförmigem Querschnitt. Ich betone den Ausdruck »halbmondförmig«, weil durch denselben einerseits die hochgradige Annäherung der ventralen Zone an die dorsale Gewölbewand, andererseits die Anwesenheit von seitlichen, abwärts geneigten Längsnischen bezeichnet wird.

Der auffallenden Zerlegung des urodäalen Lumens in einen dorsalen halbrinnenartigen Abschnitt und eine ventrale Längsfurche mag eine physiologische Bedeutung in so fern zukommen, als dem ersteren die Ausfuhr der Kothmassen, der letzteren der Abfluss von Harn und Samen zugewiesen wird. Freilich muss ich einschränkend bemerken, dass ich die Behauptung nicht auf direkte Wahrnehmung gründen kann. Mich hat nur der morphologische Befund zu der Deutung geführt, weil nämlich die ventrale Längsfurche oralwärts in den Allantoisstiel übergeht, während die dorsale Halbrinne in das Lumen des Enddarmes leitet.

Wenn ich mich bisher bemüht habe, die spezifische Stilform des Urodäums bei den Schildkröten klar zu legen, so sind in Anbetracht der reichbelebten an der Innenwand dieses Darmabschnittes auftretenden Plastik die stilistischen Eigenthümlichkeiten noch lange nicht erschöpft; denn die vorerst hervorgehobenen Formeigenschaften sind ungetrübt in einem nur 0,18 mm messenden Abschnitte ungefähr in der Mitte des Urodäums (Fig. 10) wirklich gegeben. Ich würde es aber nicht gewagt haben, den kleinen Theil des in ganzer Länge 1,5 mm ausmachenden Urodäums meiner Schilderung zu Grunde zu legen, wenn mich nicht die eingehende Formanalyse davon überzeugt hätte, dass in der That von der Einmündung des Enddarmes bis zur Afteröffnung der gleiche Bauplan herrscht, der durch sekundäre Taschenbildung und Fältelung der Schleimhaut wohl variirt, aber niemals vollständig verwischt wird.

Von geringerem Werthe erscheinen Neubildungen am vorderen

Ende gegenüber der gewaltigen Modifikation im analen Abschnitte des Urodäums. Ihre Verschiedenheit berechtigte mich, oben zwei Zonen zu unterscheiden, die jetzt noch ungefähr gleich lang sind, nämlich eine orale niedrige Zone von der Mündungsstelle des Enddarmes und der Allantois etwa bis zur Mitte reichend, und eine caudale, höhere Zone von der Mitte bis zum After.

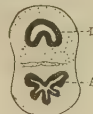
In der oralen Zone ist das typische Querschnittsbild (Fig. 10) wenig getrübt; der dorsale halbmondförmige und der ventrale schlitzförmige Abschnitt des Lumens, mit anderen Worten: die diese Theilung verursachenden Längsfalten der Seitenwand ziehen bis zur vorderen Grenze des Urodäums, wo dasselbe die Allantois und den Enddarm aufnimmt. Bloß am Grunde der ventralen Schleimhautrinne fällt eine Änderung auf, indem ihr spitzwinkliger Grund transversal verbreitert wird, so dass nunmehr der vertikale Längsspalt der Rinne in einen queren Spalt (Fig. 11) führt; mit anderen Worten: Aus der ventralen Kante der Rinne entstehen als neue Gebilde

Fig. 11.



Querschnitt in der Gegend der Urogenitaltaschen.

Fig. 12.



Querschnitt oral vor dem Urodäum, Allantois (A) und Darm (D) getrennt.

zwei ganz kleine laterale, dorso-ventral abgeplattete Nebentaschen, die, auf eine kurze Strecke parallel der Medianrinne gerichtet, oralwärts gabelig aus einander weichen und die Mündungen der WOLFFschen-, MÜLLER'schen Gänge und Ureteren aufnehmen. Ich bezeichne sie daher als die Urogenitaltaschen (Fig. 11 *ut*) des Urodäums und hebe den Unterschied ihrer Lagerung im Vergleich zu den Befunden bei Schlangen und Eidechsen hervor, wo dieselben als Differenzirungen der dorsalen Wand des Urodäums entstehen.

Die mediane Zone des Rinnengrundes setzt sich direkt in den Stiel der Allantois (Fig. 12 *A*) fort. Der Allantoisstiel selbst ist außerordentlich kurz, nämlich 0,18 mm.

Die dorsale halbmondförmige Zone des oralen Abschnittes (Fig. 11) geht unter Abnahme der lateralen Ausdehnung allmählich und zwar ungefähr in der Vertikalebene, in welcher die Mündungen der Urogenitalgänge liegen, in den Enddarm (Fig. 12 *D*) über. Das Darm-

lumen zeigt eine gewisse Formverwandtschaft mit dem angrenzenden Theil des Urodäums, weil ein medianer Längswulst von der Ventralwand hereinragt und die Lichtung zu hufeisenähnlicher Gestalt einengt.

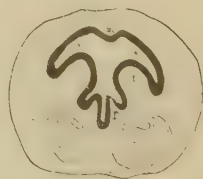
Die caudale Zone ist durch gewaltige Entfaltung der dorsalen Hälfte sowohl der Gewölbewand als des darunter stehenden Lumens ausgezeichnet, so dass der Höhendurchmesser der analen Zone ungefähr doppelt so viel beträgt als derjenige der oralen Zone, 0,3 mm gegen 0,6 mm (vgl. Fig. 13 und 10). Die in den Zahlen deutlich ausgedrückte Hebung des dorsalen Gewölbes über den ventralen Rinnenboden ist hauptsächlich durch lebhaftes Wachstum der urodäalen Seitenwände verursacht. Dieselben werden jedoch nicht einfach in die Höhe verlängert, sondern nochmals in zwei mächtigen Längsfalten (Fig. 13 *l*) gegen das Lumen vorgetrieben. Da sie in

Fig. 13.



Querschnitt durch die Caudalzone mit den beiden Nischenpaaren (*n* und *s*).

Fig. 14.



Querschnitt durch die Caudalzone nahe dem After.

ähnlicher Weise wie die ventralen Längsfalten geformt sind, entstehen dorsalwärts über den uns bereits bekannten Seitennischen zwei weitere Seitentaschen (Fig. 13 *s*) von größeren Dimensionen. Also muss der Querschnitt dieser Zone eine mediane Schmalrinne (*r*) nebst deren beiden lateralen Längsnischen (*n*) und zwei größeren Seitentaschen (*s*) zeigen. Das dorsale Gewölbe sitzt nun nicht mehr am Seitenrande der oben als typisch bezeichneten ventralen Längsfalten (*f*) auf, sondern am Seitenrande des neu entstandenen zweiten Paares lateraler Längswülste (*l*). In Folge dessen werden die typischen Längsfalten (*f*) ventralwärts mehr in die Tiefe gedrängt und die auf ihnen stehenden Seitennischenräume (*n*) in gleicher Richtung abgebogen, so dass sie fast parallel der ventralen Medianrinne (*r*) durch die caudale Zone ziehen.

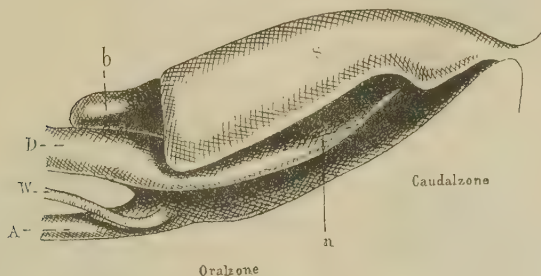
Ungefähr 0,27 mm von der Afteröffnung entfernt tritt am dor-

salen Gewölbe eine mediane unbedeutende Leiste (Fig. 14 *m*) auf und verleiht der dorsalen Zone einen bilateral-symmetrischen Charakter. Sie hebt auch die beiden dorsalen Seitennischen (*s*) schärfer ab; diese, welche jetzt 0,54 mm weit hinziehen, beweisen außerdem noch eine besondere Wachstumsenergie, indem ihr orales Ende zu zwei oralwärts gerichteten Blindsäcken, den Anlagen der Analblasen auswächst (Fig. 15 *b*).

Die mediane Leiste des dorsalen Gewölbes ist der Ausdruck einer geringen ventralen Einkrümmung der dorsalen Wand des Urodäums, um sich allmählich in das Niveau der oralen Zone herabzubiegen, deren Gewölbe in einem tieferen Niveau unter der Chorda liegt (Fig. 13).

Die Mannigfaltigkeit der eben ausführlich besprochenen Model-

Fig. 15.



Linke Seitenansicht des Urodäums eines etwas älteren Embryos von *Emys lutaria*. Nach einem Wachsmodele. Vergr. 37/1. Von der dorsalen Seitennische (*s*) der linken Seite ist die vordere Spitze abgeschnitten, um den rechten Analsack (*b*) hervorschauen zu lassen. *A* Allantoisstiel, *D* Darm, *n* nuchische Seitennische, *W* Wolff'scher Gang.

lirung zwingt mich, die nunmehr erreichte Eigenart des Urodäums in kurzen Worten zu rekapituliren, um daran sogleich die Betrachtung eines jungen Thieres zu knüpfen, weil im weiteren Verlaufe die Form wenig mehr geändert wird.

Als Grundform des Urodäums bei den Schildkröten kann ein analwärts in dorso-ventraler Richtung erhöhter Schlauch (Fig. 15) gelten. In Folge der ungleichmäßigen dorsalen Ausdehnung sind zwei hinter einander folgende Abtheilungen zu unterscheiden: eine ziemlich niedrige Oralzone, die an der Grenze des Enddarmes und Allantoisstieles beginnt, ferner die doppelt so hoch emporgetriebene Caudalzone. Im Gegensatze zu den Eidechsen und Schlangen erscheint also der hintere Abschnitt des Urodäums größer, während bei jenen die vordere Hälfte als weite Kammer entwickelt ist. Das Lumen

wird durch Längsfalten der Seitenwand eingeengt und in eine schmale mediane Spalthöhle (r) am ventralen Boden und einen halbrinnenartigen Abschnitt unter der gewölbten Dorsalwand gegliedert (Fig. 10 und 14). An jeder Seitenwand liegt also eine Längsfalte (f) und darüber eine spitzrandige Lateralnische (n) der Lichtung. Dadurch wird die bilaterale Symmetrie im Relief der urodäalen Schleimhaut als wichtiger Stilcharakter des Urodäums bei Schildkröten ausgesprochen. Ein Paar verhältnismäßig kleiner Längsfalten (f) zieht nahe dem ventralen Boden vom oralen bis zum analen Ende und schließt zwischen sich einen schmalen medianen Spaltraum (r) ein. Eben so erstrecken sich die angrenzenden Lateralnischen (n) über die ganze Länge des Urodäums (Fig. 15). In der caudalen Zone springt über den letzteren ein zweites Paar von kräftigen Längsfalten (Fig. 13, 14 l) der Seitenwand in das erhöhte Lumen ein, aber reicht nur über die hintere Hälfte und endet an dem medianen Abfalle der dorsalen Wand gegen die orale Zone. Dort wachsen die von ihnen und dem breiten Dorsalgewölbe eingeschlossenen Seitennischen zweiter Ordnung als Analblasen (b) oralwärts aus. Immer steht die ventrale Hälfte des Urodäums nebst sämtlichen Einzelformen d. h. der Medianrinne (r), den beiden Seitenfalten (f) und Lateralnischen (n) an Größe hinter den Produkten der dorsalen Hälfte zurück. Auch späterhin erfolgt das Wachsthum nur in der dorsalen Hälfte, deren gewaltige Entfaltung in der Caudalzone ein weiteres Charakteristikum des Schildkrötentypus ist. Während die ventrale Rinne der Schleimhaut und die ventralen Seitennischen kraft ihrer topographischen Beziehungen und Form die Lumina der vor dem Urodäum befindlichen Darmröhren d. h. des Allantoisstieles (A) und des Enddarmes (D) direkt bis zur Afteröffnung fortführen (Fig. 12, 10, 15), ist der große über dem zweiten Paare der lateralen Längsfalten (l) stehende Gewölberaum, welchem durch die mediane Dorsalfalte (m) gleichfalls der Charakter bilateral-symmetrischer Seitennischen aufgeprägt ist, nebst den paarigen Analsäcken (b) als eine neue Formeigenschaft ohne Analogie bei anderen Amnioten zu betrachten.

Zur Erkenntnis der Modellirung des Urodäums bei jungen einjährigen Schildkröten können nur Querschnittserien dienen; denn durch das bei der Sektion nothwendige Zerschneiden der Darmwand und durch das seitliche Auseinanderzerren derselben, um den Einblick in die Kloakenhöhle zu gewinnen, wird das anatomische Bild derartig getrübt, dass alle bisherigen Untersucher nicht zum klaren Verständnisse dieses Darmabschnittes vorgedrungen sind. Wenn einmal Quer-

schnitte angefertigt wurden, wie z. B. durch VON MÖLLER, so legte die mangelnde Kenntnis der morphogenetischen Geschichte der Kloake der richtigen Deutung schwere Hindernisse in den Weg.

In der That erscheinen die Querschnittsbilder durch das Urodäum in Folge der vielfachen Fältelung der Schleimhaut auf den ersten

Fig. 16.



Fig. 17.

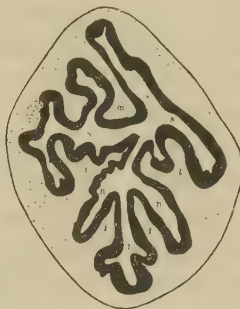


Fig. 18.



Fig. 19.

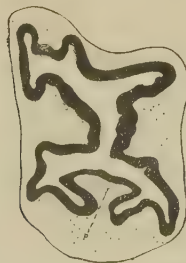


Fig. 16—19. Querschnitte durch eine einjährige *Emys europaea*. Vergr. 23/1.
f typische Längsfalte, *k* Corpus fibrosum, *l* sekundäre Längsfalte, *m* Medianwulst, *n* Seitennische,
p Phalluswulst, *r* Medianrinne, *s* sekundäre Seitennische, *ut* Urogenitaltasche.

Fig. 16. Querschnitt der Oralzone in der Gegend der Urogenitaltaschen.

Fig. 17. Querschnitt der Caudalzone mit den beiden Nischenpaaren.

Fig. 18. Querschnitt der Caudalzone mit den beiden Nischenpaaren, mehr analwärts.

Fig. 19. Querschnitt durch Proktodäum und Phalluswulst (*p*).

Blick sehr kompliziert (Fig. 16—19), und man möchte an der Hoffnung verzweifeln, dass in dem Gewirre von scheinbar unregelmäßigen kleinen und großen Falten ein bestimmter Stilplan überhaupt realisiert sei. Durch Vergleichung mit den früheren Stadien ist jedoch unschwer zu erkennen, dass die Gliederungsverhältnisse des Uro-

däums des entwickelten Thieres mit denen älterer Embryonen vollkommen übereinstimmen. So führt das bereits beschriebene Modell (Fig. 15) die Gestalt des Urodäums genau in der gleichen Weise vor Augen, wie sie das entwickelte Thier ersehen lässt. Ein Unterschied zwischen beiden besteht nur in der weitaus reichlicheren Faltenbildung, durch welche die typischen Formen des älteren Embryonalstadiums nicht unterdrückt worden sind und nur lediglich eine durch Wachstumsvorgänge bedingte Oberflächenvergrößerung mittels sekundärer Fältelung erfahren haben. Alle morphologisch wichtigen Falten, das ventrale typische Paar (*f*) und das darüber ziehende sekundäre Paar (*l*) der caudalen Hälfte sind an Höhe gewachsen, weil der Umfang der ganzen Terminaldarmkammer zugenommen hat, und deshalb die das Lumen einengenden Falten weiter einspringen müssen. Die typischen ventralen Längsfalten (*f*) erstrecken sich fast über die ganze Länge des Urodäums und schließen die mediane Spaltrinne (*r*) des Lumens ein; bloß erscheinen sie nicht mehr plump, sondern wie schlanke Schmalleisten; die daran stoßenden Seitennischen (*n*) typischen Werthes sind fast parallel der Medianebene gerichtet und reichen auf einer ansehnlichen Strecke in der caudalen Zone beinahe in das Niveau des Rinnengrundes (Fig. 18). Durch ihre Stellung wird die Schlankheit der typischen Ventralfalten (*f*) auffallend hervorgehoben. Vom Rinnengrunde der oralen Zone buchten sich die Urogenitaltaschen wie früher aus (Fig. 16). Sie behaupten also ihre ventrale Lage, welche ja allen Untersuchern auffiel und viele Spekulationen über die Verwandtschaft der Schildkröten mit den Säugethieren veranlasste.

In der caudalen Zone (Fig. 17, 18) gesellt sich den typischen Längsfalten das zweite Faltenpaar (*l*) mit dorsolateralem Ursprunge hinzu, um die sekundären Seitennischen (*s*) unter der dorsalen Gewölbewand abzugrenzen. Die dorsale Wand der oralen Zone (Fig. 16) steigt in sanfter Neigung in das höhere Niveau der analen Zone (Fig. 17) empor. Am dorsalen Gewölbe fällt die oben erwähnte Medianleiste (*m*) als eine tief abwärts hängende Schmalfalte auf, so dass der bilateral-symmetrische Charakter der dorsalen Seitennischen jetzt stärker betont erscheint. Die oralen Auswüchse der dorsalen Seitennischen sind groß und sicher als Analblasen erkennbar. Ihre Schleimhaut ist in viele kleine Falten gelegt.

Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass der bilateral-symmetrische Stilplan des Urodäums mit der fortschreitenden Entwicklung schärfer hervorgehoben wird; denn fast längs der ganzen ventralen

Wand streicht eine mediane Schmalrinne (*r*), die man wegen ihrer engen Beziehung zu den Urogenitaltaschen und der Harnblase auch Uralrinne nennen kann, und von der dorsalen Wand der analen Hälfte springt eine mediale Schmalfalte (*m*) in das Lumen. Die medianen Differenzirungen der Schleimhaut treten in Gegensatz zu den beiden Seitennischenpaaren (*n* und *s*) an der lateralen Wand.

Jedoch erstreckt sich das eben geschilderte Relief nicht bis zum Afterrande der Körperhaut. Ich muss daher annehmen, dass in späteren Embryonalstadien, welche zu beobachten ich nicht das Glück hatte, an den urodäalen Abschnitt der sogenannten Kloake noch ein cylindrisches Endstück angesetzt wird. Dasselbe entsteht vermuthlich nicht aus dem entodermalen Urodäum, sondern vom Ektoderm der Aftergegend. Ich betrachte es einstweilen als Proktodäum und werde den Beweis dafür weiter unten führen; denn wäre es vom Urodäum selbst gebildet, so müsste es auch die an demselben geschilderten Formeigenthümlichkeiten tragen. In Wirklichkeit reicht aber weder die Uralrinne noch die dorsale Medianfalte bis zum Afterloche und es bleibt ein ungefähr 2,5 mm langer Abschnitt frei von wichtigen urodäalen Stilformen. Dagegen zeichnet eine andere Bildung denselben aus, nämlich ein ventraler Wulst (Fig. 19), welcher gerade vor dem analen Ende der Uralrinne in die Höhlung vorragt. Er erscheint als ein ziemlich hoher und cylindrischer Längswulst der ventralen Wand mit glatter Oberfläche (Fig. 23), nur an seinem oralen Abfalle mit einer medianen Einkerbung versehen und in je einen rechten und linken kurzen Oralfortsatz ausgezogen (Fig. 22). Caudalwärts verflacht er sich allmählich (Fig. 19 *p* und Fig. 24) und reicht nicht bis zum äußeren Aftermunde. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass dieses dem ektodermalen Abschnitte der sogenannten Kloake zugehörige Gebilde dem entspricht, was die früheren Untersucher, z. B. C. K. HOFFMANN¹ als undurchbohrten und ungefurchten kleineren Wulst, als Ende des Kopulationsorgans beschrieben und wegen seiner Lage der Glans penis verglichen haben; denn analwärts von dem Längswulste zieht die ventrale Wand des Proktodäums eben zur oralen Afterlippe. Der Eichelwulst springt bei einem Embryo von *Emys lutaria* (Rückenschildlänge 13 mm) kräftig in das Lumen des Proktodäums ein (Fig. 22, 23), ziemlich nahe an dessen dorsale Wand ragend, so dass das Querschnittsbild

¹ BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd. 3. Abtheil. Reptilien. I. Schildkröten. pag. 296.

ein ganz anderes Aussehen zeigt, als die Schnitte durch das Urodäum (vgl. Fig. 16, 17, 18, 19). Seine Längenausdehnung ist nicht so bedeutend, er misst nur 1,35 mm. Analwärts hinter dem Ende der Eichel besitzt das Proktodäum die einfache Gestalt eines dorso-ventral komprimirten Schlauches (Fig. 24).

Nach meiner Ansicht stellt der Wulst eine ganz besondere Eigenthümlichkeit der ventralen Kloakenwand vor, welche den vorher beschriebenen Differenzirungen des Urodäums fremd ist. Ganz besonders halte ich dafür, dass die ventrale Uralrinne wegen ihrer Entstehung aus der Wand der blinden Darmendkammer eine Bildung eigener Art und nicht zur Eichel zu rechnen ist, während sie bisher kurzweg als Samenrinne aufgefasst wurde, weil sie ohne Grenze in die Eichel übergehen und sich auf derselben als kurze Rinne fortsetzen sollte.

Meine Studien zeigen aber das Gegentheil. Die Uralrinne tritt viel früher auf als der Eichelwulst und reicht nicht auf denselben über. Sie hängt nur mit der Kerbrinne auf dessen oralem Rande zusammen, so dass wahrscheinlich Samenflüssigkeit aus der Uralrinne in die Eichelkerbe fließen kann. Auf den Querschnittsserien kann man sicher erkennen, wie die besonderen Merkmale der Uralrinne, d. h. die typischen Seitennischen kurz vor dem Eichelwulste immer kleiner werden, endlich ganz verschwinden, bis an einem folgenden Schnitte die paarigen Hinterenden des Eichelwulstes auftauchen.

Die Entwicklung des Phallus.

Nach der vorliegenden Litteratur scheint es ausgemacht, dass die Ruthe der Schildkröten (Fig. 2, 3) aus der ventralen Wand der Kloake entsteht, ferner dass die Eichel frei über den Kloakenboden herausragt, während die Ränder der Samenrinne, wie JOH. MÜLLER sagt, das gespaltene Corpus cavernosum urethrae, über die ganze Länge der Kloake bis zum sogenannten Sinus urogenitalis reicht. Durch die oben geschilderten Untersuchungen ist nun die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht erschüttert worden; denn nachdem die sogenannte Samenfurche als ein spezifisches Modellirungsprodukt des Urodäums erwiesen ist, geht es nicht mehr an, dieselbe als morphologischen Bestandtheil des Begattungsorgans zu betrachten, so groß auch ihr physiologischer Werth für die Ableitung des Spermas bei dem Kopulationsakte sein mag. Daher ist als Begattungswerkzeug der Schildkröten nur jenes Gebilde der ventralen Kloakenwand anzusprechen, das

bisher als Eichel des Penis beschrieben worden ist. Meine Präparate haben mich belehrt, dass dieselbe ohne Betheiligung der ventralen Wand des Urodäums, ja sogar außerhalb der Endkammer des Darmes auf der Körperoberfläche als Produkt der oralen Afterlippe entsteht. Die Schildkröten folgen also für dieses Organ dem gleichen Bildungsmodus wie Eidechsen und Schlangen, ja ich darf hinzusetzen wie die übrigen Amnioten, deren Phallus stets an der Oberfläche des Embryonalkörpers angelegt wird. Um meine Behauptung zu beweisen, wird es jetzt nothwendig, das Relief der hinteren Rumpfgegend, d. h. das Afterfeld, etwas genauer zu schildern. Bei ganz jungen Embryonen von der Entwicklungshöhe, welche der oben beschriebene Embryo (pag. 583) besitzt, ist das Afterfeld überhaupt

Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 20. Längsschnitt durch das Urodäum und Afterfeld eines jungen Embryos von *Emys lutaria* (6 mm Rückenschildlänge). Vergr. 17/1. *vl* orale Afterlippe, *cl* caudale Afterlippe, *p* Phalluszapfen, *a* Allantois, *d* Darm, *s* Analsack.

Fig. 21. Längsschnitt durch das Urodäum und Afterfeld eines älteren Embryos von *Emys lutaria* (11 mm Rückenschildlänge). Vergr. 17/1. *vl* orale Afterlippe, *cl* caudale Afterlippe, *p* Phalluszapfen, *a* Allantois, *d* Darm, *s* Analsack.

noch nicht deutlich. Man sieht an der hinteren Grenze der ventralen Bauchfläche nur einen unbedeutenden Medianwulst unterhalb des blindgeschlossenen Urodäums gegen die Schwanzwurzel verlaufen. Spätere Stadien erläutern, dass er die Anlage der oralen Afterlippe darstellt, denn der Durchbruch des Urodäums gegen das Ektoderm erfolgt sehr frühzeitig am hinteren Ende dieses Wulstes. Wenn die Modellirung des Urodäums begonnen hat, erhebt sich derselbe in stärkerem Maße über die ventrale Bauchhaut, um als zapfenförmiger Fortsatz von eichelähnlichem Querschnitte vorzuragen (Fig. 20, 21 *vl*). Seine laterale Ausdehnung ist nicht bedeutend, überhaupt scheint seine ganze Wachsthumsergie mehr die Verlängerung in ventraler Richtung als die transversale Verbreiterung anzustreben. Hierin liegt ein scharfer Kontrast zu den Schlangen und Eidechsen be-

gründet, deren Afterfeld sammt der vorderen und hinteren Lippe quer gedehnt ist. Bei den Schildkröten fehlt die gleiche Neigung; wie der Aftereingang des ausgewachsenen Thieres eine kleine rundliche Öffnung bildet, so ist auch das Afterfeld der Embryonen lateral komprimirt und nicht groß. Es erhebt sich außerdem nicht hügelartig über die Bauchhaut, sondern ist bloß durch die Anwesenheit einer großen vorderen Afterlippe (Fig. 20, 21 *vl*) und einer kleinen hinteren Afterlippe (Fig. 20, 21 *cl*) oral- und caudalwärts vom Aftermunde charakterisirt. Im Gegensatze zu den Eidechsen und Schlangen springt die vordere Afterlippe (Fig. 20 *vl*), welche dort niedrig liegt, mit energischem Formenzug über die Bauchwand; ihre orale Fläche steigt unter einem großen Winkel zur Spitze empor, die caudale Fläche fällt jäh gegen den Aftermund ab. Am hinteren Rande desselben erhebt sich eine zweite Lippe (Fig. 20 *cl*), doch bleibt sie stets in unansehnlichen Dimensionen und wölbt sich nie stärker heraus. Wer nicht durch den Vergleich mit anderen Embryonen auf den typischen Werth der hinteren Falte aufmerksam gemacht wurde, würde sie vielleicht gar nicht beachten.

Das Begattungsorgan, der Phallus, sprosst am caudalen Abfalle der oralen Lippe ganz nahe der Basis (Fig. 20 *p*). Dort wo das Ektoderm sich einwärts zum Grenzrande des Urodäums schlägt, wachsen zwei ganz kleine rundliche Höckerchen der Lippenfläche symmetrisch hervor, die bei dem Embryo von 6 mm Schildlänge nur durch drei Schnitte = 0,09 mm als selbständige Bildungen sichtbar sind und ohne Grenze in die Basis der Afterlippe übergehen. Obwohl man die kleinen Zäpfchen an Quer- und Längsschnitten deutlich wahrnehmen kann, bin ich mir doch nicht darüber klar geworden, ob sie paarig oder unpaar sind. Man erkennt wohl an der Basis dieser Phallushöcker, d. h. an der Zone, wo sie in die orale Afterlippe sich verlieren, eine zwischen ihnen bestehende seichte Medianrinne und sieht, dass die letztere mit dem Medianspalt des Urodäumlumens zusammenhängt, ja sogar dass die ventrale Wand des Urodäums sich in ein ventrales Niveau herabsenkt, um die Epithelspalte der Phallushöcker zu erreichen, jedoch gestattet mein Material nicht, eine bindende Behauptung aufzustellen. Ich vermag nur die Angabe zu vertreten, dass der Phallus an der Basis der oralen Afterlippe außerhalb des Aftermundes als Wucherung in Gestalt von zwei dicht benachbarten Höckerchen entsteht (Fig. 20, 21) und damit eine unerwartete Übereinstimmung mit der Entwicklung der paarigen Phalluszapfen bei Eidechsen und Schlangen zeigt. Aber

ob die paarige Anlage typisch sei, oder ob die paarigen auf den Querschnitten und auch an unverletzten Embryonen immer in die Augen fallenden Höckerchen nur sekundäre Differenzirungen eines ursprünglich unpaaren, an der Basis der oralen Lippe auftretenden Wulstes seien, kann ich nicht entscheiden. Der Befund bei den Eidechsen und Schlangen, sowie die principielle Ähnlichkeit, welche aus dem ersten Auftreten der Phalluszapfen an der Oberfläche des Afterfeldes überhaupt zwischen den drei Gruppen der Reptilien hervorleuchtet, lockt unsere Gedanken immer wieder, die paarige Anlage zu behaupten, damit die Stilgemeinschaft in der Morphogenie des Phallus recht innig erscheine; denn träfe die Ansicht zu, so würde für drei Reptilienklassen nicht bloß die Entstehung des Phallus an der oralen Lippe, sondern auch dessen paarige Anlage konstatirt sein. Die Schlangen und Eidechsen verlören ihre Sonderstellung und würden sich in eine größere Stilgruppe einreihen. Nur der Unterschied würde dann noch nebenher gehen, dass bei Eidechsen und Schlangen die paarigen Anlagen weiter von der Medianebene entfernt an den lateralen Ecken der Orallippe knospen, während die Phalluszapfen der Schildkröten dicht zur Medianebene geschoben stehen; auch die Dissonanz der weiteren Schicksale des Phallus in beiden Abtheilungen würde durch die Homologie der ersten Anlage einigermaßen aufgelöst.

Die Phallushöcker zeigen während der Embryonalzeit wenig Wachstumsenergie, d. h. sie werden nicht viel größer und beharren in dem Formzustande kurzer, von der Basis der Orallippe vorspringender Zäpfchen; nur von ihrem Mutterboden heben sie sich etwas deutlicher ab, indem eine Epitheleinsenkung zwischen ihnen und der Orallippe eindringt, so dass sie an dem Längsschnitte wie kleine zungenförmige Fortsätze erscheinen (Fig. 21 *p*). Allmählich werden sie von der Oberfläche des Afterfeldes entfernt. Während sie nämlich in jüngeren Stadien über die hintere Afterlippe (*cl*) ins Freie hinausragen (Fig. 20), liegen sie später oralwärts vor dieselbe zurückgezogen (Fig. 21), und höchstens ihre abgerundete Spitze schaut noch aus dem Aftermunde heraus. Die orale Afterlippe selbst flacht sich etwas ab, springt aber immer noch wulstig über den Afterrand vor. Ihr caudaler Rand schiebt sich bei älteren Embryonen wahrscheinlich noch etwas weiter caudalwärts, eben so die hintere Afterlippe, so dass ein hinter den Phallushöckerchen liegender Raum entsteht, der von den Afterlippen umschlossen und als Proktodäum aufzufassen ist.

Leider zwingt mich die Unvollständigkeit des Materials, die Angaben über die Entstehung des Proktodäums in bedingter Fassung auszusprechen, doch glaube ich kaum von der richtigen Erkenntnis abgeirrt zu sein, weil bei den Vögeln die Aftergrube ebenfalls durch Vorwachsen der Afterlippen vertieft wird. Mangels der vermittelnden Stadien konnte ich auch die nächsten Schicksale des Phallus nicht direkt verfolgen und nehme an, er werde durch das Vorwachsen der Afterlippen in die Tiefe des proktodäalen Schlauches versenkt, denn nur unter dieser Vermuthung kann ich die Befunde bei Embryonen von 13 mm Rückenschildlänge und kleinen fertigen Thieren mit den oben beschriebenen Thatsachen in Zusammenhang bringen. Wie schon auf pag. 601 kurz erwähnt wurde, liegt der Phallus als ein von dem ventralen Boden schräg oralwärts aufsteigender Cylinderwulst (Fig. 23) im Proktodäum. Seine derb solide Struktur wird an

Fig. 22.

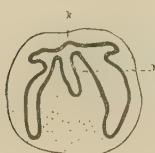


Fig. 23.



Fig. 24.

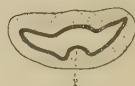


Fig. 22–24. Querschnitte durch das Proktodäum sammt Phallus eines größeren Embryos von *Emys lutaria* (13 mm Rückenschildlänge). Vergr. 23/1.

Fig. 22. Querschnitt durch den oralen Zipfel des Phallus mit der Kerbrinne *k* und den beiden Seitenlappen (*l*).

Fig. 23. Querschnitt durch den Phalluswulst (*p*).

Fig. 24. Querschnitt durch das Proktodäum hinter dem Phallus (*p*).

dem oralen Ende des Phalluswulstes, also an derjenigen Stelle, welche ich als Grenze gegen das Urodäum betrachte, geändert, indem eine kurze, nur 0,45 mm lange Mediankerbe die Oberfläche furcht (Fig. 22), so dass zwei die Furche umschließende, schmale und abgeplattete Fortsätze (Fig. 22 *l*) über den runden Wulst emporragen. RATHKE meint anscheinend die gleiche Bildung, wenn er¹ schreibt: »Die Eichel stellt gewöhnlich zwei mäßig lange, mehr oder weniger vorspringende, der Form nach ganz einfache und einander symmetrische Anschwellungen dar, die kurz vor dem Ende der beiden fibrösen Körper ihre Lage haben und an der Rinne des Gliedes mit einander verschmolzen sind.« Ich bin geneigt die symmetrischen Flachlappen (Fig. 22 *l*) des

¹ H. RATHKE, Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848. pag. 203.

Phalluswulstes den zuerst auftretenden kleinen Zäpfchen an der Basis der oralen Afterlippe (Fig. 20 *p*) zu homologisiren. Dann muss man annehmen, dass zugleich mit der Versenkung derselben in das proktodäale Rohr aus dem Zellmaterial der oralen Afterlippe der caudalwärts zugespitzte und allmählich in die Bodenfläche streichende (Fig. 24) Abfall des Phalluswulstes gebildet würde. Darüber können nur weitere Untersuchungen an reichlicherem Embryonenmaterial Aufschluss gewähren. Zu Gunsten meiner Annahme lassen sich noch ältere Angaben von RATHKE¹ geltend machen. Er sagt von *Trionyx*: »Die beiden Seitenhälften der Eichel bilden hier zwei spindelförmige Wülste, von denen ein jeder an seinen beiden Enden frei vorspringt. Die vorderen freien Enden scheinen jedenfalls ziemlich lang zu sein, die hinteren freien Enden aber sind bei *Trionyx ferox* nur sehr kurz, bei *Trionyx granosus* etwas länger und bei *Trionyx ocellatus*, *Trionyx subplanus* und *Trionyx aegyptiacus* wie die vorderen ziemlich lang.« Ich folgere daraus, dass die Phallushöckerchen bei *Trionyx* viel besser abgesetzt bleiben, als bei der von mir bearbeiteten *Emys lutaria*. Vielleicht ist es möglich, an einem umfangreichen Vergleichsmaterial von anderen Schildkrötenarten einen noch besseren Einblick zu gewinnen, da die Phallusformen außerordentlich verschieden sind. Während z. B. der Phallus von *Emys lutaria* als ein dicker cylindrischer Schrägwulst (Fig. 23) auftritt, fand ich ihn bei einjährigen Exemplaren von *Emys europaea* (Fig. 19) breit abgeflacht.

Bisher habe ich den fibrösen Körper der Schildkrötenruthe nicht erwähnt, den JOH. MÜLLER² folgendermaßen beschrieben hat: »Die Ruthe der Riesenschildkröte besteht aus zwei dicken fibrösen Platten, welche mit ihren inneren Rändern in der Mitte an einander liegen, mit ihren äußeren Rändern sich nach oben und innen umbiegen, vorn aber platt werden und sich in der Spitze der Ruthe innig vereinigen. Das Innere der fibrösen Körper besteht aus lauter sehnigen Fasern, die so dicht stehen, dass so wenig Raum für cavernöses Gewebe im Inneren der fibrösen Körper übrig bleibt, dass es hier zu fehlen scheint.«

Die Unterlassung geschah, weil der fibröse Körper sehr spät im Embryonalleben auftritt, erst nachdem der Phalluswulst in der Tiefe des Proktodäums verborgen ist. Die Andeutung seines Erscheinens

¹ l. c. pag. 204.

² Zwei verschiedene Typen im Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane. Abhandl. der Akademie Berlin aus dem Jahre 1836. pag. 164.

ist freilich schon früher gegeben, dadurch dass in der analen Zone des Urodäums das Bindegewebe der Schleimhaut unter dem Epithel der Uralrinne und der typischen Seitennischen viel dichter und mächtiger liegt, als lateral und dorsal. Aber größere Gefäße konnte ich darin nur bei einjährigen Individuen von *Emys europaea* wahrnehmen, zumal meine Suite der Embryonen von *Emys lutaria* mit der Größe von 13 und 15 mm Rückenschildlänge abschloss. Das Material genügte zur Feststellung der Thatsache, dass der fibröse Körper aus dem Bindegewebe der urodäalen Schleimhaut und dem Bindegewebe des Phalluswulstes entsteht. Er beginnt ungefähr gegenüber dem Oralrande des dorsalen Eingangsspaltens in die Analsäcke und erstreckt sich unter dem Ventralboden des Urodäums bzw. der Uralrinne als eine schmale Längsplatte (Fig. 18 k) von derb faseriger Struktur analwärts. Die dicht gedrängten Fasermassen in der peripheren Zone des fibrösen Körpers lockern sich gegen das unter dem urodäalen Epithel liegende Bindegewebe zu einem weitmaschigen Schwellgewebe auf. So weit die Uralrinne reicht, ist das Corpus fibrosum eine flache Faserplatte, nahe dem Phalluswulste erfährt sie eine Einkrümmung, so dass eine Ventralrinne an ihrer äußeren Fläche hinzieht. Die Faserplatte endet zugespitzt unter dem in die Bodenfläche des Proktodäums verstreichenden Analabfall des Phalluswulstes (Fig. 24). Für die paarige Anlage des fibrösen Körpers habe ich keinen Anhaltspunkt gefunden, wengleich an manchen Schnitten auffällt, dass seine mediane Zone weniger dichtes Faserwerk besitzt als die lateralen Ränder.

Wenn ich zum Schlusse das Facit meiner Untersuchungen ziehe, gerathe ich in Gegensatz zur landläufigen Vorstellung über den morphologischen Werth des Penis bei den Schildkröten, welche noch in den jüngsten Beschreibungen vertreten wird. Denn alle Autoren haben bisher Bildungen des Urodäums als Bestandtheile des Penis aufgefasst. VON MÖLLER (l. c. pag. 576) z. B. erklärt: »Die mediale Rinne des Sinus urogenitalis geht ganz allmählich in die Samenrinne des Penis über, welche an der Übergangsstelle am breitesten ist. Die Samenrinne endet auf der Glans penis zwischen zwei großen blattförmigen Falten der Schleimhaut. Bei den weiblichen Schildkröten ist die Clitoris ein halbkreisförmiger, vorn angewachsener, hinten freier Hautlappen und trägt, wie die großen blattförmigen Falten auf der Eichel des Penis in der Mitte zwei, hier weit größere und deutlichere Papillen, zwischen welchen die vom Sinus urogenitalis kommende Längsfalte endigt. Zwischen der Clitoris und der Kloaken-

öffnung liegt eine weite, flache Furche, so dass sich die Clitoris zwischen zwei Vertiefungen der ventralen Kloakenwand befindet, und sich daher deutlich von dieser abhebt.«

GEGENBAUR (Vergl. Anat. II. pag. 534) beschreibt in gleichem Sinne: »Von der Mündung des Urogenitalsinus zieht sich nun eine scharf gesonderte, wenn auch Anfangs ziemlich seichte Rinne an der ventralen Kloakenwand hin (Fig. 2, 3). Sie erhält von letzterer aus eine Grundlage durch das Begattungsorgan, auf welchem sie ferner verläuft. Während der Anfangstheil dieses Gebildes als eine Sonderung der Kloakenwand erscheint, zeigt der weitere Verlauf das Organ in allmählich freierer Entfaltung, so dass sein auch im Volumen bedeutenderes Ende frei von der Wand sich fortsetzt. Das Ende kann als Eichel (Fig. 3 G) bezeichnet werden. Die Umgebung der Schleimhaut bildet eine, wenn auch nicht scharf abgegrenzte Tasche, aus welcher sich der Phallus bildet. In den als Eichel bezeichneten freien Abschnitt des Phallus senkt sich die Rinne (Fig. 3 f) tief ein, und hier ist auch das Schwellgewebe am bedeutendsten entfaltet.«

Nach meinen Beobachtungen besteht die Kloake aus zwei Anlagen, dem Urodäum, welches dem Entoderm, und dem Proktodäum, welches dem Ektoderm entstammt; der Phallus dagegen entsteht an der Körperfläche als basale Wucherung der oralen Afterlippe. Nachdem der Phallus in die Höhle des später dem Urodäum angefügten Proktodäums versenkt ist, bildet er einen kurzen, längsstreichenden Wulst. Er ist das bisher als Glans unterschiedene Gebilde. Es liegt aber kein Grund vor, die oralwärts vor dem Phallus ziehenden typischen Längsfalten des Urodäums als Peniskörper, und die zwischen ihnen eingeschlossene Uralrinne als nicht geschlossene Samenrinne, oder als gespaltenes Corpus cavernosum mit den gleichnamigen Organen der Säugethiere zu homologisiren. Denn diese Theile entstehen bei den Schildkröten auf andere Weise, d. h. in der Wand des weiten Urodäums, und müssen als morphologische Darmdifferenzirungen gelten, welche beim Begattungsakte sicher eine wichtige Rolle spielen, ohne darum ein Begattungsorgan selbst zu sein. Im Gegensatz zu Eidechsen und Schlangen treten uns hier innigere Beziehungen der Darmendkammer zu dem Phallus entgegen, welche die Ableitung des Spermas auf den Phallus sichern. Aber die Beziehungen sind noch sehr einfacher Art, da sie nur in zwei typischen Längsfalten und der davon umschlossenen Medianrinne bestehen, welche gerade vor dem Phallus an der Wand des Urodäums erscheinen. Wegen der direkten Fortsetzung der Uralrinne in die

Urogenitaltaschen wird der einfache Apparat seiner Aufgabe vollkommen genügen. Denn man kann sich leicht vorstellen, dass die typischen Längsfalten, durch Schwellung der Schleimhautgefäße zur Berührung genähert, die Uralrinne in einen geschlossenen Abflussweg für den Samen verwandeln.

Unter keinen Umständen darf der Gedanke an die Einrichtungen bei Säugethieren bei der Beurtheilung der Schildkrötenkloake (vgl. GADOW's Behauptung, dass die *Chelonia* einen vermittelnden Typus zwischen Straußen und Monotremen darstellen) eine Rolle spielen, weil die Wandmodellirung des Urodäums eine so spezifische Eigenart bedeutet, dass der Gebrauch der Bezeichnungen Sinus urogenitalis, Samenrinne und Penis nur als irre führender Gebrauch von Worten mit klarer Bedeutung gelten kann. Denn der Sinus urogenitalis ist bei den Säugern ein geschlossener, vom Enddarm unabhängiger Kanal, während der gleiche Terminus bei Schildkröten eine ventrale durch Falten eingeengte Rinne des Urodäums meint, welche in der letzten Darmkammer selbst liegt. Obwohl die Wege für Koth und Urogenitalprodukte einigermaßen getrennt sind, passiren sie doch dieselben Kammern, und die zu verschiedenen physiologischen Zwecken verwendeten Abschnitte des Urodäumlumens bedeuten nicht eine morphologische Sonderung in zwei getrennte Kanäle. Eben so wenig scheint es erlaubt, die Gewebsmasse der typischen Urodäumsfalten als Körper des Penis und den caudalen Abschnitt der Uralrinne als Samenrinne anzusprechen. Endlich glaube ich, es führt Missverständnisse herbei, wenn der um den Phallus befindliche Raum am Boden des Proktodäums als Vorhauttasche bezeichnet wird. Denn derselbe ist nur ein Theil der durch den Phallus eingeengten Höhle des Proktodäums (Fig. 22, 23, 24) und zeigt keine Übereinstimmung mit den morphologischen Eigenschaften der Vorhaut bei Säugethieren.

Meine Kritik gipfelt in der Behauptung: als eigentliches Begattungsorgan der Schildkröten ist ausschließlich der sekundär versenkte Phalluswulst zu betrachten. Ihm gesellen sich, gewissermaßen um seine Funktion bei der Begattung zu ermöglichen, Hilfsbildungen in der Wand des Urodäums hinzu, die Uralrinne (*r*), die typischen Längsfalten (*f*) und der fibröse Körper der Schleimhaut des Urodäums. Durch die morphologische Analyse wird aber der Vorgang bei der Erektion des Phallus noch nicht erklärt. Bei der Unmöglichkeit, die Erscheinung an Thieren in der Gefangenschaft zu beobachten — wie schon RATHKE erfahren hat — kann ich bloß auf eine einzige Schilderung in der Litteratur hinweisen:

J. BAUHOF¹ hatte Gelegenheit, die Paarung der griechischen Landschildkröte, *Testudo graeca* — in ihrer Heimat, im Klosterhofe von S. Giacomo bei Ragusa in Gefangenschaft gehalten — zu beobachten. Nach dieser Schilderung suchte das entschieden liebeslustige und sehr bewegliche Männchen die Aufmerksamkeit des trägen, mit dem Kopfe in einer Ecke liegenden Weibchens durch Beißen, Aufsteigen auf dessen Rückenschild und Kratzen desselben zu erregen, wobei es seinen gehobenen Bauchschild viertelstundenlang in sanfter Klappbewegung gegen den Rückenschild des Weibchens auffallen lässt. Fängt endlich das Weibchen an, sich zu bewegen, dann läuft das dasselbe umschlingende Männchen auf seinen Hinterbeinen halbestundenlang mit herum, was bei der Kleinheit des Männchens gegenüber dem größeren Weibchen oft schwer möglich ist. Die Geschicklichkeit, mit der das Männchen bei den sehr raschen Wendungen des Weibchens in seiner Stellung zu bleiben weiß, ist zu bewundern. Während dieser Bewegung stößt es unter lautem Ächzen und Stöhnen bei jedem Vorwärtsschritt des Weibchens mit dem nach innen eingebogenen Dorn seines Schwanzes gegen den After des Weibchens, wobei es oft von anderen Männchen gestört und verdrängt wird, auch wohl selbst herunterfällt. Fängt nun das Weibchen an, willig zu werden, d. h. ist der Reizzustand, unter welchem die Paarung erfolgen kann, eingetreten, so bleibt es stehen und giebt eine mit Wasser gemischte, milchigweiße Flüssigkeit ab. (Auch vom Männchen wird während der Paarung eine Flüssigkeit abgesondert, die etwas anders aussieht als die vom Weibchen.) Nun ist der Augenblick da, wo ohne Weiteres die Rute, die auch jetzt erst hervortritt, beim Weibchen, das den Rückenschild gehoben hat, eingeführt wird. Die Rute ist dunkelgrau und so groß und dick, wie das Bein der Schildkröte und sieht wie ein am Rande eingestülpter Schlauch aus. Nach BAUHOF's Meinung kommt die Paarung nicht, wie behauptet wird, wegen der Unbehilflichkeit der Thiere erst nach langen Mühen zu Stande, vielmehr sind die Bedingungen zur Paarung mühevoll zu erreichen.

Der Erektionszustand des Phallus zeigt also ein dickes, voluminöses, über die Afteröffnung hervorgetretenes Organ, durchaus verschieden von der Form während der geschlechtlichen Ruhe. Ich vermag nicht zu sagen, wie die Veränderung geschieht; vielleicht wird das ganze proktodäale Rohr dabei umgestülpt und bildet den

¹ Der Zoologische Garten. 32. Jahrg. 1891. pag. 274—278.

dicken, dunkelgrauen Schlauch, auf dessen Spitze der Phallus vorgeschoben liegt. Weiteren Untersuchungen steht hier noch ein großes Feld offen.

Fig. 25.



Längsschnitt durch das Urodäum und Afterfeld eines Krokodil-Embryos (Species unbestimmt). Vergr. 35/1. *a* Allantoisstiel, *d* Darm, *u* Urodäum, *t* gekrümmter Fortsatz des Urodäums, hinter das Afterfeld reichend, *f* Afterfeld, *r* urodäaler Fortsatz, in die Afterlippe absteigend, *ol* orale Afterlippe, *cl* caudale Afterlippe.

Anhangsweise füge ich einige Beobachtungen über die Krokodile bei, denn nachdem die Stilart der Kloake bei den Schildkröten aufgeklärt war, fragten wir nach dem Verhalten der Krokodile. Da es nicht gelang, günstiges Untersuchungsmaterial zu erhalten, muss ich mich auf die kurze Erwähnung eines jungen Embryonalstadiums beschränken, welches zeigt, dass die Ausbildung des Urodäums und des Phallus in dieser Gruppe der Reptilien ihren eigenen Weg geht (Fig. 25).

Konform dem allgemeinen Grundtypus der Reptilien ist das Urodäum (*u*) als erweiterte Blindkammer des Darmes angelegt und stößt an das deutliche Afterfeld (*f*) der ventralen Körperwand. Es zerfällt in einen oralen weiten Abschnitt von der Gestalt eines birnförmigen, an seiner Dorsalseite etwas aufgeblähten und seitlich abgeplatteten Schlauches, und einen schmalen Caudaltheil, der dorsoventral abgeflacht an das Afterfeld reicht.

Aus dem vorderen ventralen Winkel des oralen Abschnittes ragt der Allantoisstiel (*a*) mit seinem Lumen hervor; dorsal darüber liegt der Enddarm (*d*), der selbst noch klein ist, weil das Entodermepithel stark verdickt ist und die Oberflächen der Zellen nahe in der centralen Darmachse liegen, d. h. einander fast berühren. Die WOLFF'schen Gänge münden an der dorsalen Wand des Urodäums, hinter dem Enddarme.

Gegenüber der verhältnismäßig großen Höhle des oralen Urodäumsabschnittes ist das Lumen des Caudaltheilcs sehr klein und die rechte und linke Epithelwand einander dicht genähert. Das Endstück ist ganz solid und steht dem Ektoderm des Afterfeldes (*f*) an, das eine mächtige orale (*ol*) und eine verhältnismäßig große Caudallippe (*cl*) besitzt. Zwischen beiden ist das Afterfeld (*f*) grubig eingesenkt, wie oben für *Platydictylus* beschrieben wurde. Besonders merkwürdig sind die Beziehungen zum Afterfelde, indem sich die entodermale Zellenplatte in Gestalt eines fingerartig gekrümmten Fort-

satzes gegen die caudale Afterlippe auszieht (Fig. 25 *t*). Außerdem wächst ein Fortsatz (*r*) des Urodäums in die orale Afterlippe hinein als solide Entodermplatte, fast bis zum Gipfel der Lippe vordringend. Das ist ein Stilzug, welchen man bei den übrigen Gruppen der Reptilien weder bei Eidechsen, noch Schlangen, noch Schildkröten gewahrt. Denn bei jenen liegt die Afterlippe unterhalb des Urodäums ohne Beziehung zu den Entodermzellen, welche an das Afterfeld stoßen, ja sogar durch ansehnliche Mesodermmassen von der Darmendkammer getrennt. Die Krokodile nehmen hierdurch eine stilistische Sonderstellung unter den Reptilien ein und zeigen, wie die nachfolgenden Kapitel erhärten werden, auffallender Weise eine innige morphologische Beziehung zwischen Urodäum und oraler Afterlippe, welche für Vögel und Säugethiere typisch ist und dort zu eigenthümlichen Sonderbildungen führt.

Mit der Konstatirung der merkwürdigen Stilverwandtschaft zu höheren Gruppen muss ich mich bescheiden.

Erlangen, den 1. Juni 1902.

III.

Die Vögel.

Von

Dr. Carl Pomayer,

prakt. Thierarzte aus Regensburg.

Mit Tafel IX und 8 Figuren im Text.

So wenig wie bei den Reptilien ist bei den Vögeln der Enddarm und die Afterregion nebst dem Phallus genauer Analyse gewürdigt worden. Die meisten der hier in Betracht zu ziehenden Arbeiten der letzten Jahrzehnte konzentrierten sich so ausschließlich auf den anatomischen Bau und die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge bei den Säugethieren, dass das Litteraturstudium nicht viel mehr als beiläufige Bemerkungen über andere Amnioten fördert. Die allgemeine Ansicht, dass die Afteröffnung bei den Sauropsiden das Mündungsloch des als Kloake bezeichneten terminalen Abschnittes des Enddarmes darstelle, ließ offenbar die Frage gar nicht aufkommen, ob vielleicht charakteristische Formbesonderheiten in einzelnen Gruppen ausgeprägt sind. Auch den Begriff der Kloake hat eine Generation von der vorhergehenden ohne weitere Prüfung übernommen. So kommt es, dass heute noch die »Kloake« von GOETTE (13), KÖLLIKER (16), WIEDERSHEIM (27), HERTWIG (14), GEGENBAUR (10) im Sinne der älteren Anatomen wie RATHKE (20), BAER (10), VALENTIN (24), BISCHOFF (4), STANNIUS (22), BORNHAUPT (5) als der letzte Raum des Enddarmes definirt wird, welcher die Ausleitungswege der Urogenitalorgane aufnimmt, die Allantois abgiebt und die Kommunikation mit der Außenwelt vermittelt; eine Begriffsbestimmung, welche wohl die physiologische Bedeutung des genannten Abschnittes hervorhebt, aber die morphologischen Eigenschaften fast gar nicht berücksichtigt. Nur die Grenzen sind nach anatomischen Merkmalen festgelegt, indem die oben erwähnten Forscher angeben: Als vordere Grenze ist die Mündung der Allantois, als hintere das Afterloch zu betrachten.

Wie ungenügend diese Beschreibung ist, wird sofort klar, wenn man die vereinzelt Untersuchungen über den Bau der Vogelkloake, nämlich die Arbeiten von GEOFFROY ST. HILAIRE (11), FORBES (6), OWEN (19) und GADOW (7) durchstudirt. Denn allen vier Forschern fiel die Scheidung der Vogelkloake in mehrere Abschnitte auf.

GEOFFROY's Untersuchungen über die Kloake von Strauß und Casuar lehrten bereits, dass das Rectum sich zu einer kleinen Kammer von kegelförmigem Längsschnitte, Vestibule rectale, erweiter; auf sie folgt die geräumige Vessie urinaire, welche in den kleinen trichterförmigen Canal urethro sexual fortgesetzt ist. Dieser öffnet sich in den letzten Abschnitt, der wieder in die Bourse accessoire (Bursa Fabricii) und Bourse de prépuce gegliedert ist. Später (12) unterscheidet GEOFFROY nur drei Abschnitte, 1) das Rectum, 2) die Vessie urinaire, 3) die Bourse de copulation mit einer Nebentasche, der Bursa Fabricii.

Die Darstellung der Kloake von STANNIUS (22) im Lehrbuch der vergleichenden Anatomie folgt größtentheils den Angaben GEOFFROY's und spricht in einer leider sehr unklaren Beschreibung von mehreren Abschnitten.

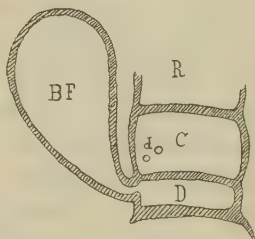
BARKOW (3) handelt wie von etwas Selbstverständlichem, wenn er bei Gallus gallinaceus drei Abtheilungen anführt. »Die erste nimmt den Mastdarm, die zweite die Öffnungen der Harnleiter und die Öffnungen der Samengänge, die dritte die Bursa Fabricii auf.« Die Abtheilungen sind durch Klappen »getrennt«.

OWEN (19) dagegen lässt nur zwei Hauptabschnitte gelten: Die Urethrosexual-Abtheilung mit den Endpapillen der Vasa deferentia und die dahinter liegende äußere Abtheilung, die Präputialhöhle mit dem Penis.

MARTIN ST. ANGE (17) findet bei der Taube drei Kloakenabtheilungen.

Auch die neueren Untersuchungen von FORBES (6) heben die Scheidung der Vogelkloake (Fig. 1) in drei mit einander zusammenhängende Kammern hervor, nämlich einen vordersten Abschnitt (*R*), in welchen sich das Rectum öffnet, einen zweiten (*C*) mit der Mündung der Urogenitalgänge (*d*), und einen dritten Theil, die Bursa Fabricii. Nach außen

Fig. 1.



Schematische Darstellung der Vogelkloake nach FORBES. *R* vorderster Abschnitt, *C* mittlerer Abschnitt mit den Mündungen der Urogenitalgänge (*d*), *D* hinterste Kammer, *BF* Bursa Fabricii.

öffnet sich die Kloake nicht direkt, sondern durch die Bursa Fabricii. An einer anderen Stelle erklärt er: Die Bursa Fabricii mündet mit enger Öffnung in die dorsale Wand der Kloake, und zwar in die hinterste Kammer (*D*), die Loge copulatrice (MARTIN ST. ANGE). Seine Fig. 8 zeigt den normalen Typus (Serpentarius) der Bursaentwicklung.

WATSON schließt sich FORBES unbedingt an.

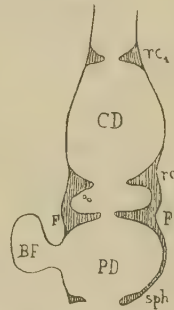
RETTERER (21) unterscheidet unterhalb des Vestibulum rectale nur einen großen Raum, die Loge urogénitale, gleichbedeutend mit GEOFFROY's Portion vésicale + urethrosexuelle. In der Bourse copulatrice genannten Kammer trennt er zwei Abschnitte, eine Passage anal, welche als Ausführweg für Koth, Harn und Geschlechtsprodukte dient, und einen höher dorsal liegenden Theil, Poche post-anale; sie führt nach oben in die Bursa Fabricii. Die Öffnung der Loge urogénitale in die Passage anale stellt den Anus internus dar im Gegensatz zum äußeren, an der Hautoberfläche befindlichen Aftermund, Anus externus.

Ich will an dieser Stelle von den Fehlern der verschiedenen individuellen Auffassungen noch absehen und bloß betonen, dass zwei Forscher am Beginne und in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts eine Gliederung der Vogelkloake beschrieben haben, welche in der heute landläufigen Definition gar nicht berücksichtigt ist. Nur GADOW (7) hat die bei jeder Sektion eines Vogels in die Augen springende Kammerung gebührend gewürdigt, als er die Vorstudien zu der Neubearbeitung der Vögel für BRONN's großes Sammelwerk machte. Von ihm stammt eine genauere Unterscheidung und eine rationelle Nomenklatur des hintersten Darmabschnittes, die trotz einiger, bald zu verbessernder kleiner Irrthümer die Grundlage aller weiteren Diskussion bilden wird. Ich lasse daher seine wichtigen Ausführungen hierüber unverkürzt folgen. Nachdem er die allgemeine Gliederung der Kloake bei Sauropsiden in die drei Abschnitte, das Koprodäum, Urodäum und Proktodäum (vgl. Morph. Jahrbuch. Bd. XXX. pag. 543) dargelegt hat, fährt er fort:

»Der Typus der Aves ist eine interessante Modifikation der bei Krokodilen und Sauriern vorhandenen Anordnung. Die Bestimmung der verschiedenen Kammern ist wegen der außerordentlichen Verschiedenheit der trennenden Falten mit Schwierigkeiten verbunden. Die ganze Kloake der meisten Vögel kann man eintheilen in ein Vestibulum (Proktodäum), eine Urogenital- oder Mittelkammer (Urodäum), und in eine rectale oder hinterste Kammer (Koprodäum) (Fig. 2). Die mittlere oder Urogenitalkammer ist klein, sie nimmt dorso-lateral-

wärts die Ureteren und Geschlechtsgänge auf, deren Öffnungen häufig durch kleine Papillen geschützt sind. Unmittelbar über dem Urogenitalorificium ist cranialwärts eine Ringfalte (Fig. 2 *rc*), die an der Ventralseite am meisten hervorragt. Unterhalb der Mündungen, nahe dem Schwanze zu sieht man immer eine sehr deutliche Falte (Sphincter vésical of MARTIN ST. ANGE) (Fig. 2 *F*), welche dorsal- und lateralwärts am besten entwickelt ist, während sie an der Ventralseite in die Haut des Begattungsorgans, wenn ein solches vorhanden ist, übergeht. Manchmal ist indessen die Falte fast kreisrund und sehr deutlich. Der Raum (Fig. 2 *PD*) zwischen dieser Falte und der äußeren Afteröffnung ist homolog dem Vestibulum der anderen Amnioten. Hier liegt das Begattungsorgan; eine weite Öffnung an seiner dorsalen Wand führt in die Bursa Fabricii (Fig. 2 *BF*). Der Eingang in diesen Beutel ist manchmal, z. B. bei Struthio und Leptopilus, durch eine vielklappige Falte geschützt und theilt das ganze Vestibulum nach GEOFFROY in eine Bourse de prépuce und eine Bourse accessoire. Diese Falte ist indessen unbedeutend entwickelt und fehlt bei manchen Vögeln ganz. Dass die Bursa bloß eine dorsale Ausstülpung des Vestibulum bildet, ist von FORBES bewiesen und erklärt. Seitlich vom Penis findet man oft an verschiedenen Stellen bei beiden Geschlechtern drüsige Poren (COWPER's Drüsen — GEOFFROY), die uns an ähnliche Einrichtungen bei Krokodilen erinnern. Sie kommen indessen auch bei Vögeln vor, die kein Begattungsorgan besitzen, und scheinen daher zum Vestibulum selbst zu gehören. Ihre Ähnlichkeit mit den Analdrüsen anderer Vertebraten scheint gering. Die dritte Kammer, das Koprodäum (Fig. 2 *CD*), welche oberhalb der Urogenitalkammer liegt, bietet einige Schwierigkeiten dar. Bei den meisten Vögeln bildet sie eine ovale Ausbuchtung des Mastdarmes und ist von beträchtlicher Größe. Bei Casuarius und Rhea geht sie allmählich in den übrigen Theil des Mastdarmes über, und ihre Innenwände stimmen im Bau mit dem letzteren überein, doch bei vielen Carinaten und bei Struthio ist das craniale Ende dieser Kammer gekennzeichnet durch eine sehr wohl entwickelte Ringfalte (Fig. 2 *rc₁*) von schließmuskelartiger Ausbildung; in Verbin-

Fig. 2.



Schematische Darstellung der Vogelkloake nach Gadow. *CD* Koprodäum, *PD* Proktodäum, *sph* Sphincter ani, *BF* Bursa Fabricii, *F* Falte zwischen Proktodäum und Urodäum, *rc* Falte zwischen Urodäum und Koprodäum, *rc₁* Falte zwischen Koprodäum und Rectum.

dung damit ist die innere Struktur der Wände zart und verschieden von der des Rectum. Übergänge sind jedoch zahlreich. Überdies folgt bei *Struthio* dieser Kammer noch eine kleinere und weniger scharf abgegrenzte. Die Anordnung der Kammern bei *Struthio* gleicht daher derjenigen gewisser Saurier und sehr junger Krokodile.

Aus der oben beschriebenen Kammerung des Enddarmes folgt, dass bei Vögeln der Urin nicht in der kleinen Urogenitalkammer zurückgehalten wird, sondern wie bei Eidechsen und Schlangen in die nächste Kammer, das Koprodäum, aufsteigt. Durch diese passirt natürlich bei allen Vögeln der Koth; wenn letzterer sehr locker und wässerig ist wie bei den Raubvögeln, Enten, Kormoran, dann sammelt er sich mit dem Urin in dem für diesen Fall sehr großen Raum und prägt demselben den Charakter einer Kloake auf. Wenn der Koth aber fester ist, wie bei den Gänsen, wird er gewöhnlich im Mastdarm zurückgehalten vor der Falte rc_1 und geht einfach durch die Kloake, es sei denn, dass bei sitzenden Vögeln eine ungewöhnliche Anhäufung von Exkrementen stattfindet. Bei den Straußen sind Defäkation und Harnentleerung meist getrennte Handlungen, besonders wenn durch eine starke Entwicklung der Bursa Fabricii eine physiologische, dorsal gelegene Harnblase erzeugt ist.«

Obwohl der Titel der wichtigen Arbeit GADOW's überall citirt wird, ist sein Gedankengang bis jetzt von keinem der späteren Forscher weiter verfolgt worden, und ganz besonders sind embryologische Untersuchungen dadurch nicht angeregt worden.

WENCKEBACH (26) hat seine Aufmerksamkeit so ausschließlich auf die Entstehung und Entwicklung der Bursa Fabricii konzentriert, dass er die Umbildungen der Kloake nur mit einigen Worten berührt. Doch hat er das Verdienst, im Gegensatz zu GADOW (7) und BALFOUR (2) nachgewiesen zu haben, dass die Bursa Fabricii ein entodermales Gebilde ist. Die dort gegebene ausführliche Litteraturgeschichte überhebt mich der Mühe, sie hier zu wiederholen.

In Anbetracht der gänzlich unbefriedigenden Kenntnisse über Bau und Entwicklung des Endabschnittes des Enddarmes der Vögel folgte ich gern dem Rathe meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. FLEISCHMANN, die Verhältnisse durch eigene Untersuchungen zu klären.

Leider war es mir nicht beschieden, ein recht artenreiches Untersuchungsmaterial in kurzer Zeit zu sammeln, und ich sah mich aus äußeren Umständen veranlasst, meine Studien auf Embryonen von Enten, Gänsen, Hühnern und Krähen zu beschränken. Die frag-

lichen Organe entwickeln sich jedoch bei den beiden ersteren Arten, abgesehen von zeitlichen Differenzen, so völlig gleichartig, dass ich den Mangel einer vollständigen Suite der einen Art durch Präparate der anderen Art entsprechend ausgleichen konnte. Die Embryonen sind alle in Formalin konserviert, nach den gebräuchlichen Methoden eingebettet und im Schnitte gefärbt; die Schnittstärke variiert zwischen 10 und 20 μ . Da die Altersbestimmung nach der Bebrütungsstunde viel zu ungenau ist, um ein untersuchtes Stadium zu bezeichnen, habe ich mich möglichst der direkten Messung nach den His'schen Vorschriften bedient.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. FLEISCHMANN für die Überlassung dieses interessanten Themas, sowie für die anregende und thatkräftige Förderung meiner Studien meinen aufrichtigsten Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

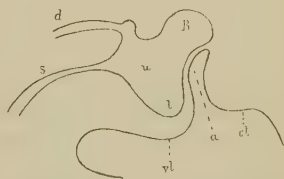
Das Urodäum und Koprodäum.

Das blind geschlossene Hinterende des primitiven Darmes erweitert sich schon bei ganz jungen Vogelembryonen bedeutend zu einem sackförmigen Abschnitt, den ich von nun an als Urodäum (im Sinne GADOW's) bezeichnen will. Aus demselben wächst ventral die Allantois hervor, während lateral und etwas dorsal von der Grenzstelle, an welcher das cylindrische Darmrohr in die erweiterte Endkammer übergeht, die Urogenitalgänge münden.

Das Urodäum (Fig. 3 *u*) nimmt fast den ganzen Raum in der Schwanzwurzelregion des Körpers ein und grenzt in der Aftergegend an das Ektoderm dicht hinter dem caudalen Abfall eines aus der ventralen Körperwand entstehenden Höckers, an dessen Basis das Ektoderm bald als Aftertasche (*a*) in die Tiefe sinken wird. Ja es erstreckt sich weit zwischen das Mesoderm dieses Höckers und erreicht dorsalwärts fast die Chorda dorsalis.

Obwohl das Urodäum anfänglich mit einer weiten, bis in den Schwanz hinein reichenden Höhle auftritt, verliert es die bereits von

Fig. 3.



Seitenansicht des Urodäums und der Aftertasche von einem Embryo des Huhnes. Nach der Natur. Vergr. 30/1. *s* Allantoisstiel, *d* Darm, *B* Anlage der Bursa Fabricii, *a* Aftertasche, *u* Urodäum, *l* ventraler Fortsatz des Urodäums, *vl* orale Afterlippe, *cl* caudale Afterlippe.

früheren Untersuchern (KÖLLIKER, GASSER, WENCKEBACH, MINOT) geschilderte Lichtung sehr frühzeitig (bei Anser von 9,0 mm Gesamtlänge ist sie schon bedeutend zurückgetreten) und nimmt eine bisher nicht gebührend geschilderte Form an, welche die Vögel scharf von den anderen großen Gruppen der amnioten Wirbelthiere unterscheidet. Ihr Studium wird uns die Sicherheit gewähren, auch den fertigen Zustand richtiger zu deuten, als bisher bei der Untersuchung erwachsener Vögel möglich war.

An einem Embryo von Anas von 17,8 mm Steiß-Scheitellänge, 15,5 mm Steiß-Nackenzlänge und 9,3 mm Stirn-Scheitellänge sind die charakteristischen Formzüge bereits so weit ausgebildet, wie sie, wenn man allerdings von nebensächlichen Modifikationen absieht, in allen weiteren Entwicklungsperioden wiederkehren. Diese gemeinsame Grundform will ich sogleich beschreiben.

Das Urodäum erweist sich als ein eigenartiger Abschnitt des Darmes zunächst schon dadurch, dass es der alle vorhergehenden Bezirke beherrschenden runden Schlauchform von vorn herein nicht unterthan ist, sowohl bei seinem ersten Auftreten, als auch während der längsten Zeit der Embryonalentwicklung. Nachdem die an der frühesten Anlage vorhandene Lichtung verschwunden ist, bildet es einen lateral komprimierten Plattsack von unerwarteter Gestalt (Taf. IX Fig. 3). Seine etwa trapezförmig zu nennenden Umrisse lassen sich nur schwer mit kurzen Worten schildern. Die orale Seite seiner Silhouette, an der Enddarm (*d*) und Allantois (*s*) hängen, ist oralwärts leicht konkav gebogen, der caudale Rand dagegen schwach S-förmig gekrümmt. Dieser Kontour wird noch besser ausgeprägt dadurch, dass das Urodäum in zwei Vorsprünge ausgezogen ist, und zwar ist ein dorsaler Ausläufer (*B*) gegen die Wirbelsäule gerichtet, der ventrale zieht gegen die ventrale Körperwand in einen bereits deutlich differenzirten Höcker (*vl*), den ich später als orale Afterlippe genauer schildere. Die Linie, welche Dorsal- und Ventralspitze beider Vorsprünge verbindet, steht ungefähr senkrecht zur Wirbelsäule. Man könnte vielleicht die Silhouette dieser terminalen Darmkammer mit einem Stiefel (Taf. IX Fig. 2) vergleichen, dessen Zehenspitze (*vl*) ventral, dessen Fersenhöcker (*B*) dorsal gerichtet ist. Der ventrale Ausläufer ist der Theil des Urodäums, welcher zu dieser Zeit noch nahe an den Pol der oralen Afterlippe (*vl*) reicht; der Fersenhöcker (*B*) sieht schräg caudalwärts. Er stellt die von WENCKEBACH zuerst mit Sicherheit erkannte, entodermale Anlage der Bursa Fabricii dar. Der größere Theil des caudalen S-förmigen, der Stiefel-

sohle vergleichbaren Randes stößt an die orale Wand einer von der Körperoberfläche eingesenkten schmalen Tasche (*a*), der Aftertasche oder Proktodäum, welche ungefähr bis zum mittleren Drittel des caudalen Urodäumrandes reicht.

Wenn man das Urodäum von der dorsalen oder ventralen Seite her betrachtet, so wird die ungeheuer starke Kompression desselben in transversaler Richtung offenbar, mit Ausnahme eines kleinen Theiles der Grenzregion gegen Enddarm, Allantoisstiel und Urogenitalgänge. Hier ist das Urodäum nach den Seiten ausgebaucht, und es tritt somit eine kleinere orale Querzone in Gegensatz zum hinteren größeren, in transversaler Richtung nicht entwickelten platten Abschnitt (Taf. IX Fig. 3). Der orale Abschnitt ist in orocaudaler Richtung schwach entfaltet und springt wie ein flacher Quersack über die sagittale Tangentialebene der Seitenwand des eigentlichen Enddarmes weit hinaus, um die dorsal herabsteigenden Urogenitalgänge (*g*) aufzunehmen. Da der Quersack dorsal breiter gebildet ist als ventral, gleicht sein Umriss, von der oralen oder analen Seite her gesehen, einem gleichschenkeligen Dreiecke, dessen Basis dorsal, dessen Spitze ventralwärts an der Wurzel der Allantois (*s*) liegt. Der Enddarm (*d*) tritt gerade in der Mitte der oralen Wand des Urodäums ein, dieselbe durch sein Längenwachsthum wenig vor sich einbiegend, so dass sie seicht tellerförmig den Enddarm umgreift (Taf. IX Fig. 1, 2). Der dorsale Rand der oralen Querzone ladet nach den Seiten etwas aus, der scheinbar gemeinsamen Einmündung der Urogenitalgänge entgegen¹. Genaue Analyse zeigt, dass die dorsale Öffnung nur dem Ureter zukommt, während der WOLFF'sche und MÜLLER'sche Gang etwas weiter ventral gerückt sind, d. h. eigentlich erst in der Mitte der seitlichen Urodäumwand einmünden.

Mit dem schon äußerlich erkennbaren Gegensatze zweier Zonen des Urodäums steht die Ausbildung seines Lumens in Einklang. Dasselbe ist deutlich vorhanden in der vorderen Querzone (Taf. IX Fig. 2 *u*₁), fehlt hingegen der analen Abtheilung (Fig. 2 *u*₂), und die letztere stellt sich als eine epitheliale Doppellamelle dar, gebildet von zwei dicht an einander gepressten Entodermsschichten, die einen potentiellen, nicht aber reellen Zwischenraum zwischen sich einschließen. Die Lichtung dieses Abschnittes tritt langsam in sehr später Em-

¹ MIHÁLKOVICS (Internationale Monatsschrift für Anatomie. II. pag. 322) hat die seitliche Ausladung des Urodäums, den Urogenitalgängen entgegen, richtig beobachtet und als Kloakenschenkel bezeichnet.

bryonalzeit auf, wenn der Durchbruch in die Aftertasche erfolgt. Jedoch ganz ohne Lumen ist die hintere Abtheilung nicht; von der Lichtung in der vorderen Querzone (u_1) dringt nämlich ein schmaler zungenförmiger Ausläufer in die seitlich komprimierte Epithelplatte deren ventralem Rande entlang bis über die Mitte vor (Taf. IX Fig. 4). Die Höhle der Querzone baucht sich übrigens auch gegen die Einmündungsstellen des Enddarmes und der Urogenitalgänge etwas aus. Die auf das Nöthigste, d. h. die orale Querzone beschränkte Höhle (u_1) des Urodäums hat bei den jungen Embryonen offenbar den Zweck, die Exkretprodukte auf dem kürzesten Wege aus den WOLFF'schen Gängen in die Allantois zu leiten.

Der von der Doppellamelle ventralwärts in die orale Afterlippe einspringende Fortsatz (Fig. 3 *l* und Taf. IX Fig. 2 *l*) bleibt noch lange solid und gewinnt erst im Zusammenhange mit der Formentwicklung des Phallus eine Bedeutung, indem er die Anlage der Samenrinne darstellt. Wichtiger dagegen ist der dorsale, solide, etwa sichelförmige Ausläufer (*B*), die Anlage der Bursa Fabricii. Während die übrigen Urodäumabschnitte langsam erweitert und nur zögernd mit einer Binnenhöhle versehen werden, entfaltet sich in der platten Bursazone (Taf. IX Fig. 1, 2, 4 *B*) ein selbständiges Lumen sehr schnell. Die Bursaanlage selbst nimmt an Volumen zu und emancipirt sich bald zu einem vom Urodäum scheinbar ganz unabhängigen, birnförmigen Sacke, eben der Bursa Fabricii.

Der cylindrische Enddarm hängt an der oralen Wand des komprimierten Urodäums in dem eben beschriebenen Stadium noch als ein sehr dünner Epithelschlauch mit unbedeutender Mesodermhülle. Sein Lumen ist recht unansehnlich und ungleichmäßig entwickelt (Taf. IX Fig. 1, 2). An einzelnen Stellen fehlt es ganz, z. B. an der Grenzregion gegen das Urodäum, wo das Endstück des Darmes ganz solid (sogar schon bei sehr jungen Embryonen von *Anas* in der Länge von 9,0 mm) und jegliche Kommunikation der Höhle des Darmes und des Urodäums aufgehoben ist, weil zwischen den kleinen Anlagen derselben ein solider Strang von Entodermzellen eingeschaltet ist. Unzweifelhaft verhütet diese embryonale Struktur, dass der Enddarm durch das Eindringen der Exkretprodukte afficirt wird. Oralwärts von dem Pfropfe ist ein deutliches Lumen des Enddarmes vorhanden, welches sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung selbständig erweitert, während die verlöthete Stelle nur wenig an Ausdehnung zunimmt, bis sie später ganz reducirt wird. Die größte Ausdehnung der Verschlussstelle in einer Länge von 0,3 mm fand ich bei *Anas*

von 24,8 mm Gesamtlänge, gegenüber einer von 0,12 mm bei 9,0 mm Gesamtlänge.

Die embryonale Form des Urodäums wird durch einen neuen, noch nicht beschriebenen Vorgang verändert, indem der Verschlusspfropf, oder richtiger gesagt das Endstück des Enddarmes gegen das Urodäum vorzudrängen beginnt. Dadurch wird der Innenraum des Urodäums stark verengert und der eben skizzierte Stilplan auf eine Weise modificirt, welche nirgends in der Wirbelthierreihe ein Homologon findet.

Fig. 4.



Idealer Längsschnitt durch Urodäum und Aftergegend eines ♂ Enten-Embryos, 22 Tage alt. Aus mehreren Schnitten kombinirt. Vergr. 30/1. *c* das blasig erweiterte Koprodäum, *u₁* das napfförmig eingebuchtete Urodäum, *u₂* solide Epithelplatte in der Verbindungszone zwischen den Höhlen des Urodäums (*u₁*) und des Bursastieles *i*, *b* Bursa Fabricii, *p* Phallus, *b* Blindschlauch der Uralrinne, *a* Proktodäum, *ol* orale Afterlippe, *cl* caudale Afterlippe, *r* sekundärer Ringwall der Afterpapille *e* Ureter, *w* Wolff'scher Gang, *f*, *g* Umschlagsrand des Urodäums.

Zugleich mit diesem Vordrängen erweitert sich das Urodäum durchschnittlich um den sechzehnten Tag bei *Anas* allmählich seinerseits, indem die rechte und linke Schicht der soliden Doppellamelle, die den kleinen, vorderen Hohlraum (*u₁*) des Urodäums und denjenigen der Bursa Fabricii trennt, lateralwärts aus einander weichen. Auf diese Weise verliert das Urodäum die Form der soliden Doppellamelle und bläht sich langsam zu einem nach rechts und links gewölbten Sacke auf. Bloß die anale, d. h. an die Aftertasche stoßende Grenzzone dieser Lamelle bleibt noch lange solide und zeigt sich in zahlreiche Falten gelegt (Fig. 4 *u₂*).

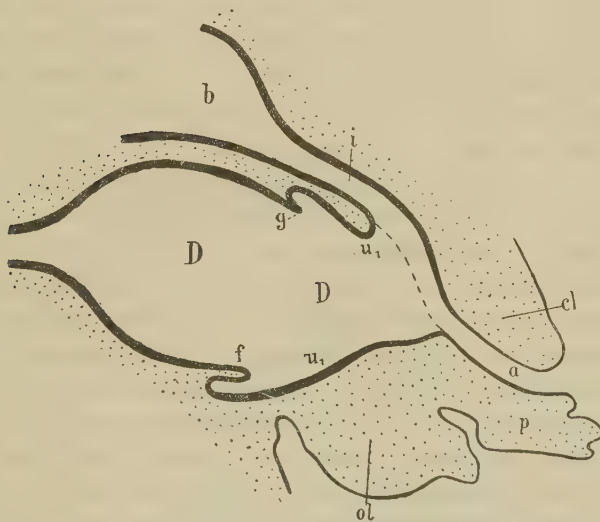
Auch der Endabschnitt des Enddarmes, oralwärts vor dem Verschlusspfropfe, vergrößert seinen Hohlraum über die ursprüngliche Weite. Damit tritt vor dem Urodäum eine bisher noch nicht vorhandene neue Darmkammer, das Koprodäum (Fig. 4 *c*) auf, welche von nun ab ungeheuer stark an Größe zunimmt, und das kleine Urodäum immer mehr in den Hintergrund drängt. Je mehr die allseitige Erweiterung der beiden Darmkammern fortschreitet, desto stärker biegt sich die orale Wand des Urodäums (Fig. 4 *f-g*) unter analwärts konvexer Krümmung in das Lumen des langsam sich aufblähenden Urodäums selbst hinein. Im Centrum dieser Oralwand steckt, noch lange Zeit deutlich erkennbar, der kurze entodermale Verschlusspfropf, der schon in jüngeren Stadien zwischen der Epitheltapete der oralen Urodäumwand und dem Lumen des eigentlichen Enddarmes als solider Epithelstrang eingeschaltet war. Er verliert später jede Bedeutung und geht zu Grunde; seine weitere Formänderung ist daher degenerativer Art und ohne Werth für die morphologische Analyse. Entweder verschwinden die Zellen im Bindegewebe, oder der Strang erscheint längere Zeit noch (vielleicht durch die Druckwirkung) spiralig zusammengedreht (besonders deutlich bei Embryonen von *Corvus corone*)

In den nächsten Tagen fällt die orale Wand noch tiefer gegen den Hohlraum des Urodäums ein und wird dabei stark verdünnt. Dann liegt der caudale Theil der Koprodäumböhle viel weiter analwärts als früher, und es sieht auf Längsschnitten (Fig. 4) so aus, als sei das stark erweiterte Koprodäum in Form eines halbkugeligen Hohlzapfens in das Urodäum hineingetrieben worden. Durch die fortschreitende Vergrößerung des Koprodäumlumens wird natürlich die orale Wand (*f-g*) immer mehr der seitlichen Wand des Urodäums genähert. Der ursprüngliche Formzustand des urodäalen Darmabschnittes (Taf. IX Fig. 3) ist damit endgültig überwunden. Die früher fast senkrecht zur Chorda gerichtete orale Wand liegt jetzt parallel der Seitenwand gekrümmt und wird von derselben wie von einem Gürtel umfasst; und der Hohlraum ist so bedeutend reducirt, dass das erweiterte Urodäum zu einer in oraler Richtung eingedrückten, napfförmigen Blase mit schalenförmigem Spaltraum (Fig. 4 *u₁*), der sekundären Augenblase etwa vergleichbar, geworden ist. Man kann also sagen, durch die Einsenkung der oralen Wand wird die dank dem Auseinanderweichen der lateralen Epithelschichten in Erweiterung begriffene Lichtung des Urodäums sofort wieder beschränkt und endlich vollständig eingeengt. Mit anderen Worten: die orale

Wand dieser Darmkammer erhält neuen morphogenetischen Werth, während die gesammte Seitenwand nur in hohem Grade aufgebläht wird. Die Wand des Urodäums nimmt so an Ausdehnung zu, ohne mehr Raum zu beanspruchen, umfasst den Enddarm napfförmig von hinten her und überschirmt dessen Endtheil wie etwa eine Medusenglocke den großen Mundstiel ganz umwallt.

Außerhalb des Urodäums (u_1), d. h. vor seiner oralen Wand ($f-g$), ist durch die beschriebene Einsenkung gewissermaßen Platz geschaffen, wo das in derselben Weise aufgeblähte Koprodäum sich ausdehnen kann, bis der extra-urodäale Hohlraum förmlich von dem vergrößerten

Fig. 5.



Idealer Längsschnitt durch das Diplodäum der ♂ Ente sammt Proktodäum und Phallus. Bezeichnungen wie bei Fig. 4. *D* Diplodäum.

Koprodäum des Enddarmes erfüllt ist. Man darf nicht vergessen, dass Urodäum und Koprodäum zwei anstoßende Abschnitte des Enddarmes sind, deren Schichten direkt in einander übergehen, obgleich ihre Lumina durch den epithelialen Verschlusspfropf in der oralen Wand des Urodäums getrennt sind. Wenn beide nach derselben Stilmanier aufgebläht werden, und die orale Wand des Urodäums in die Urodäumhöhle (u_1) einsinkt, wird natürlich ein Theil der Koprodäumhöhle bezw. -wand so weit analwärts geschoben, dass er innerhalb des von der Seitenwand des Urodäums umspannten Raumes zu liegen kommt. Die nunmehr in einander gesteckten Darmkammern sind

zunächst durch eine feine Membran getrennt (Fig. 4, von *f* bis *g*), welche aus der verdünnten Oralwand des Urodäums und der ihr dicht angeschmiegtten caudalen Koprodäumwand besteht. Sie reißt erst in den letzten Bebrütungsstunden ein und verschwindet bis auf eine wenig vorspringende Ringleiste an der seitlichen Kammerwand (Fig. 5).

Nachdem in der letzten Stunde die Trennungsmembran zwischen Enddarm s. str. und Urodäum durchgebrochen ist, sind zwei Kammern des Enddarmes (Fig. 4 *c* und *u*), die dem gemeinsamen Typus der Sauropsiden entsprechend hinter einander gereiht und durch eine senkrechte Einschnürung abgegliedert waren, so eng zusammengeschoben worden, dass der Endabschnitt der mehr oral liegenden Kammer, des Koprodäums (*c*), tief in die dahinter befindliche Kammer, das Urodäum (*u*) hineinragt. Zwar blieben während der embryonalen Entwicklung beide Theile lange Zeit scharf geschieden, indem das napfförmig eingebuchtete Urodäum einen großen Theil des weiten Koprodäums umfasst. Aber das physiologische Bedürfnis erzwingt offenbar die Aufhebung des interessanten morphologischen Verhaltens. Die immer mehr verdünnte Scheidewand reißt, und damit treten die Lumina zweier früher wohlgesonderter Darmabschnitte in eine so direkte Kommunikation, dass keiner der früheren Untersucher bei Betrachtung des definitiven Zustandes an eine während der Embryonalzeit vorhandene Scheidung überhaupt denken mochte.

Man könnte diesen großen, nunmehr einheitlichen Darmabschnitt mit gewissem Rechte als Urodäum, oder auch als Koprodäum im weiteren Sinne bezeichnen. Doch würde durch eine solche Terminologie der Fehler gemacht, dass der Zusammenfluss von zwei ursprünglich getrennten Höhlungen der hinter einander gelegenen Darmkammern nicht zum Ausdruck gebracht ist. Denn der Raum, welcher nach dem Durchreißen der Scheidewand als einheitlicher erscheint, und bei ausgewachsenen Vögeln von GEOFFROY Vessie urinaire, von RETTERER Loge urogénitale genannt, und von FORBES in Rectum und Cloacal-chamber getrennt wurde, ist ja entstanden durch Addition zweier Hohlräume. Um den merkwürdigen Charakter des Abschnittes durch die Nomenklatur scharf zu bezeichnen, schlage ich vor, denselben mit dem Namen Diplodäum zu belegen.

Auch nach der Fertigstellung des Diplodäums kann man mit GADOW und den übrigen Forschern die ursprüngliche Darmgliederung noch erkennen (Fig. 5), weil nahe dem analen Ende des Diplodäums

eine ganz schmale und niedere bindegewebige Ringfalte (*f-g*) ins Lumen vorspringt. Sie entspricht dem Ansätze der oralen Urodäumwand, also jener Zone, wo die lateralen Wände des Urodäums in die orale und später schalenförmig eingesenkte Partie übergangen.

Durch die Falte sind, wie GADOW mit Recht gedeutet hat, beim fertigen Thiere die beiden früher wohl getrennten Abschnitte noch zu unterscheiden. Der vom ehemaligen Urodäum stammende Theil der Wand bleibt immer verhältnismäßig klein, während der größte Theil dem Koprodäum zugehört. An der Grenze des Darmrohres gegen das Diplodäum hört die Faltenbildung der Schleimhaut auf. Eine als Ringfalte differenzirte Erhebung dieser Stelle ist bei den von mir untersuchten Thieren nicht vorhanden. Im urodäalen Theile des Diplodäums finde ich die Schleimhaut wieder unregelmäßig gerunzelt und mit feinen Zotten besetzt. Außerdem münden hier konstant analwärts hinter der Grenzfalte (*f-g*) dorsal bezw. seitlich die Urogenitalgänge.

Die Aftertasche (Proktodäum).

Da die bislang erschienenen Untersuchungen sich nur mit den ersten Stadien der Afterbildung beschäftigt, und hauptsächlich die Beziehung der Aftermembran zum Primitivstreifen erörtert haben, sind die späteren Vorgänge gar nicht bekannt, noch weniger aber in ihrer morphologisch-stilistischen Bedeutung gewürdigt worden. Mein Augenmerk war darauf gerichtet, die hier vorhandenen Lücken auszufüllen; daher habe ich die früheste Anlage der Aftermembran nicht verfolgt, sondern mit dem Studium von Embryonen des dritten Tages begonnen. Ich berichte jedoch der Vollständigkeit halber die Ansichten GASSER's (8, 9), der wohl am entschiedensten dafür eingetreten ist, dass die Grenzmembran zwischen Kloakenhöhle und späterer Aftergrube als letzter Rest des Primitivstreifens zu betrachten ist. Er beschreibt einen Kloakenhöcker als Überrest des früheren hinteren Theiles des Primitivstreifens, der in Folge der Wachstumsvorgänge am hinteren Körperende sich nach vorn und unter das Schwanzende des Embryos gelagert hat. Am Ende des dritten Tages bis Anfang des vierten stellt sich der Kloakenhöcker dar als eine mäßige Verdickung, die gegen den Kloakentheil des Darmes vorspringt. Bei einem Embryo von vier Tagen hat der Kloakenhöcker an Mächtigkeit verloren, er gleicht jetzt mehr einer Leiste und nach rückwärts verlieren sich seine Bestandtheile allmählich in die Aus-

kleidung der Kloake, in das Mesoderm der Schwanzspitze und in das Ektoderm der Schwanzunterseite. GASSER wendet sich entschieden gegen die Vorstellung, dass in der Gegend des Kloakenhöckers nur Ektoderm und Entoderm an einander stoßen; er ist fest überzeugt, dass Mesoderm hier mit den beiden Keimblättern innig zusammenhängt. In der schmalen Kloakenhöckerleiste treten vom Ende des vierten bis zum Anfange des fünften Tages Lücken auf, die in den folgenden Tagen bedeutend an Zahl zunehmen. Allmählich wird die Leiste senkrecht gestellt, und wenn die Körperoberfläche sich gegen sie einsenkt, so liegt die senkrecht stehende Leiste wesentlich zwischen einer Ektodermeinstülpung und der Kloake. Dann erfolgt in der Gegend der Kloakenleiste der Durchbruch gegen die Kloake und Herstellung einer offenen Verbindung zwischen Darm und Körperoberfläche. Die Ektodermeinsenkung, oder wie GASSER sagt, Kloakeneinstülpung, bildet beim Vogel den gemeinsamen Ausführungsgang für die Bursa Fabricii und die Kloake. »Das Wesentliche der Erscheinungen bei der Kloakenbildung ist demnach die Umwandlung eines leistenförmigen Restes des Primitivstreifens zum Epithelübergang von Ektoderm zu Entoderm, und ein Schwund der centralen Elemente jener Leiste unter Lückenbildung zur Einleitung einer Kommunikation. Eine Einstülpung der Körperoberfläche bildet den untersten Darmabschnitt.«

SEDGWICK MINOT (18) hat neuerdings noch GASSER's Ansicht mit kleinen Modifikationen wiederholt. Beim Hühner-Embryo von vier Tagen findet er die Kloakenhöckerleiste, oder wie er sich ausdrückt, die »Analplatte«, an einen kurzen, engen, ektodermalen Blindsack stoßend, den er als Anlage der dauernden Kloake betrachtet. Nur widerspricht er eben so wie WENCKEBACH GASSER's Ansicht, dass alle drei Keimblätter darin ohne Grenze vermenget sind; er schildert die Analplatte als eine solide Membran, in welcher man keine Grenze zwischen den ektodermalen und entodermalen Bestandtheilen sehen könne. Sie liegt Anfangs oberflächlich und wird erst durch eine später auftretende, anale Invagination des Ektoderms in den Grund der Aftergrube geschoben. Also behauptet MINOT mit GASSER, dass der After der Vögel aus zwei getrennten Anlagen, der früher erscheinenden Analplatte und der später gebildeten Aftertasche entstehe.

Meine eigenen Beobachtungen beginnen bei einem Embryo von Anser mit 9,0 mm Steiß-Scheitellänge (Taf. IX Fig. 1). An ihm ist die ventrale Rumpfwand an der Grenzstelle gegen den Schwanztheil zu einer kugeligen Kuppe erhöht, die ich als orale After-

lippe (*vl*) bezeichne. Eine zwischen diesem Afterhöcker und primitivem Nabel dem Beobachter auffallende Längsrinne und zwei bis drei Querrinnen scheinen keinen morphologischen Werth zu besitzen; nur einer der oralen Afterlippe nächstliegenden Querfurchen mag als Grenzgraben Bedeutung zukommen.

Der caudale Rand der oralen Afterlippe fällt sanft ab gegen eine quergestellte Furchen, welche sie gegen die Oberfläche der Schwanzregion abgrenzt, und den Aftermund oder den Eingang zur Aftertasche darstellt. Die letztere ist in dieser frühen Embryonalzeit als eine im Verhältnis zu späteren Stadien auffallend weite trichterige, aber seichte Grube eingesenkt.

So lange der Schwanz noch fest an die Körperwand angepresst ist, kann man die schwach nach hinten konvexe Furchen des Aftermundes, welche die orale Afterlippe auch noch seitlich zur Hälfte umfasst, bei Untersuchung unverletzter Embryonen kaum sehen; aber am Längsschnitte (Taf. IX Fig. 1) überzeugt man sich deutlich davon, dass sie weit, und nur von der vorderen Afterlippe begrenzt ist, welche direkt in die Aftergrube abfällt. Die caudale Aftergrubenwand dagegen hebt sich vorerst durch kein Merkmal von der Epidermis der Schwanzoberfläche ab. Erst zwischen dem vierten und fünften Tage (Taf. IX Fig. 2 bei Anas, 15,3 mm) ist der hintere Rand der Aftergrube deutlich abgegrenzt, indem sich eine zunächst niedrige, schmale Querfalte erhebt, die als hintere Afterlippe (*cl*) parallel zur Vorderlippe zieht.

Dann nimmt die seichte Aftergrube rasch an Tiefe zu und wird in eine schmale, in oro-caudaler Richtung komprimierte, taschenförmige und tief in den Körper ragende Einstülpung umgewandelt, welche ich die Aftertasche oder das Proktodäum (Gadow) nenne. An ihr sind zwei Eigenschaften als besonders charakteristisch und den Formstil der Vögelgruppe von anderen Gruppen trennend hervorzuheben (Taf. IX Fig. 2, 4). Zunächst erfolgt die Kompression der Aftertasche in oro-caudaler Richtung, also gerade entgegengesetzt wie diejenige des Urodäums (Taf. IX Fig. 3). Während letzteres transversal schmal als eine mediane Entoderm-doppellamelle erscheint, bildet das Proktodäum eine quere, senkrecht zum Urodäum stehende Ektodermtasche, die hauptsächlich lateralwärts entfaltet und der vorderen Quertasche des Urodäums parallel gerichtet ist. Die Kompression erreicht jedoch keinen so starken Grad wie am Urodäum; stets bleibt ein schmales Lumen der Aftertasche bestehen. Zweitens ist die Richtung der Aftertasche bemer-

kenswerth. Denn sie ragt in die Körpermasse fast senkrecht zur Wirbelsäule ein, stellt sich also nicht mehr oder weniger horizontal, um gewissermaßen in die Verlängerung des Urodäums, wie bei den Reptilien, zu kommen (Taf. IX Fig. 1, 2, 3). Sie wächst vielmehr längs dem analen Hinterrande der urodäalen Doppellamelle und die längsten Achsen beider Abschnitte fallen nicht zusammen, sondern bilden fast einen rechten Winkel mit einander (Taf. IX Fig. 4). Dabei ist die Tasche etwas caudalwärts gekrümmt, so dass ihr schmaler Grund auf Längsschnitten wie ein Spitzhaken von der caudalen Kante des Urodäums nach hinten abgebogen ist (Taf. IX Fig. 2).

Aus meiner Beschreibung erhellt ferner, dass die Berührungsstelle zwischen Urodäum und Proktodäum auf eine ganz schmale Längszone beschränkt ist, indem der caudale Grenzrand der urodäalen Entodermdoppellamelle, besonders des oben mit der Zehenspitze verglichenen Ausläufers (Fig. 3 *l*) ungefähr auf die Mitte der oralen Wand von der transversal breiten Aftertasche stößt. Diese Berührungszone entspricht ungefähr der Kloakenhückerleiste (GASSER) und der Analplatte (MINOT).

Die Berührungszone von Ektoderm und Entoderm reicht aber nicht über die ganze Länge der caudalen Urodäumkante (incl. Bursa-Anlage), weil die Aftertasche nur ungefähr zwei Drittel des Urodäums entlang wächst, und das hinterste Drittel der oralen Aftertaschenwand durch Mesoderm von der Bursa-Anlage getrennt ist. Der Grund der schmalen Aftertasche ist schon bei sehr jungen Embryonen (15,3 mm) wie eine Gabel in zwei kurze Hörnchen ausgezogen, welche die anale Kante des Urodäums an der Basis der Bursa-Anlage umfassen.

Ungefähr vom siebenten bis zehnten Tage nimmt die seitliche Verbreiterung der Aftertasche im Ganzen zu, während sie bisher vom Eingange gegen den Grund zu etwas verjüngt gewesen war. Der quer-gestellte Aftermund wird breiter; zugleich wird die Aftertasche tiefer und länger. Ihr Grund erscheint dann nicht mehr gabelartig ausgezogen; deshalb nehme ich an, dass die oben beschriebenen Hörnchen eine Vorbereitung für die Verbreiterung der Aftertasche seien und, nachdem diese erfolgte, auf Schnitten nicht mehr hervortreten. Immerhin ist auch jetzt noch der Grund nicht so breit wie der Aftermund. Diese Veränderung dürfte sich am besten nach direkten Maßen beurtheilen lassen:

Bei Anser von 12,5 mm Gesamtlänge, bei Anas von 17,8 mm		
Aftermundbreite (transversal)	0,8 mm	0,84 mm
verjüngt sich nahe der Mitte auf	0,52 mm	—
nahe dem Grunde auf	0,28 mm	0,6 mm
Aftermundweite ¹ (orocaudal)	0,25 mm	0,1 mm ²
Afertaschenlänge ³	0,25 mm	0,5 mm.

Mit dem allgemeinen Größenwachsthum der Afertasche gehen Veränderungen ihres Lumens einher. Ein später genauer zu schildernder Längswulst an der oralen Wand des Proktodäums nahe dem Aftermunde bedingt eine derartige Verengung des Lumens, dass die Tasche nur am Grunde erheblich weiter bleibt, aber um den Aftermund stark (orocaudal) abgeplattet wird, und Querschnitte aus verschiedenen Regionen derselben verschiedene Figuren zeigen. In der Tiefe, nahe dem Grunde ist der Querschnitt ungefähr rundlich, je näher aber die Schnitte dem Aftermunde gelegt werden, um so mehr erscheint das Lumen halbmondförmig als Ausdruck der Thatsache, dass die orale Wand der Grube wulstförmig in das Lumen vorgewölbt ist.

Bursa Fabricii.

Die Entwicklung der Bursa Fabricii ist von WENCKEBACH ausführlich illustriert und beschrieben worden. Wir danken seinen Untersuchungen die unzweifelhafte Erkenntnis, dass die Bursa Fabricii ein entodermales Gebilde ist, und durch Wucherung der Analwand des Urodäums als ein solider, höckeriger und bald lakunär gehöhlter Auswuchs (Fersenhöcker) (Taf. IX Fig. 1—4) entsteht. Allein über das Verhältnis der Bursa Fabricii zum Urodäum und zur Afertasche sind WENCKEBACH'S Angaben nicht recht befriedigend. Wenn er l. c. pag. 61 berichtet: Die Bursa Fabricii kommunikire anfänglich allein mit der ursprünglichen Epiblasteinstülpung, ungefähr am fünfzehnten Tage breche auch der Darm in die gleiche Höhle durch, so kann man meinen, dass die Bursa Fabricii sich im Laufe der embryonalen Entwicklung vom Enddarm gänzlich loslöse und eine sekundäre Verbindung mit der Afertasche eingehe, die später auch der End-

¹ Vom caudalsten Punkte der oralen Afterlippe bis zum oralsten der caudalen gemessen.

² Afertaschenweite nahe dem Grunde 0,02 mm.

³ Vom caudalsten Punkte der oralen Lippe bis zum Grunde der Afertasche gemessen.

darm erhalte. Nach meinen Beobachtungen ist das jedoch nicht der Fall. Ich bin daher gezwungen, einige Stadien der Bursa-Entwicklung an dieser Stelle etwas genauer zu besprechen.

Die Angaben WENCKEBACH's über Art und Ort der ersten Anlage werden durch meine Serien durchaus bestätigt, und ich darf, um Weitläufigkeiten zu ersparen, auf seine exakten Ausführungen verweisen.

Die Bursa Fabricii entsteht, wie schon oben in anderem Zusammenhange erwähnt wurde, als ein caudaler, höckeriger Auswuchs der dorsalen Wand des in jenem frühen Stadium mit einem weiten Lumen begabten Urodäums, und liegt stets in einem etwas höheren Niveau, d. h. näher zur Chorda dorsalis als der Grund der ektodermalen Aftertasche, von welcher sie, wie ich bestimmt behaupten kann, immer unabhängig bleibt (Taf. IX Fig. 1—4). Die Anlage der Bursa Fabricii tritt ursprünglich als ein transversal stark abgeplatteter Höcker auf, und zwar besteht diese Kompression schon zu einer Zeit, da die Höhle des Urodäums noch sehr geräumig ist. Der Bursa-Fortsatz wölbt sich aber bald nach den Seiten, nimmt an Volumen zu und gleicht dann einem keulenförmigen Gebilde. Der zunächst mangelnde Hohlraum erscheint unabhängig vom Lumen des Urodäums und gegenüber anderen Beispielen für das embryonale Auftreten eines Lumens in einer ursprünglich solide angelegten Epithelmasse nicht durch einfache Dehiscenz der Epithelanlage, sondern unter dem Bilde einer Lakunenentwicklung (Taf. IX Fig. 1, 2, 4). Frühere Untersucher haben genugsam besprochen, wie in der kompakten Entodermplatte zerstreute, immerhin einander benachbarte Lakunen auftreten, sich an Zahl vermehren und endlich unter Resorption der feinen trennenden Zellbrücken zu einer einheitlichen Höhle zusammenfließen. Merkwürdiger Weise geht die Ausdehnung des Urodäumlumens selbst während der Bildung der Bursahöhle von der Basis derselben gegen seinen Boden hin fortschreitend immer mehr zurück. Deshalb findet man in verhältnismäßig jungen Stadien (Taf. IX Fig. 4) die Bursahöhle durch eine auffallend breite, solide Entoderm-lamelle von dem Urogenitallumen (u_1) des Urodäums geschieden. Obwohl die Höhlungen des Urodäums und der Bursa nicht mit einander communiciren, hängen doch ihre Wände untrennbar zusammen, und man kann mit voller Schärfe demonstrieren, dass Bursa Fabricii und Urodäum zu allen Zeiten der Embryonalentwicklung morphologisch zusammengehören, indem das Entodermepithel von der oralen Urodäumwand in ununterbrochener Reihe auf die Wand der Bursa Fabricii zieht.

Die Lagebeziehung der Bursa Fabricii zum Urodäum verändert sich allmählich; während die Bursa Fabricii Anfangs wie eine caudal schauende Hakennase über den analen Rand der soliden urodäalen Lamelle rückwärts ragte (Taf. IX Fig. 1), dreht sie sich später in oraler Richtung (Taf. IX Fig. 4), um mehr und mehr parallel dem Urodäum gestellt zu werden. Bei *Anas* ist sie ungefähr am elften Tage der Wirbelsäule fast gleich gerichtet, und liegt als länglicher Lappen zwischen den Ureteren. Die Drehung wird dadurch ermöglicht, dass sich die Verbindungszone zwischen Bursa Fabricii und

Fig. 6.

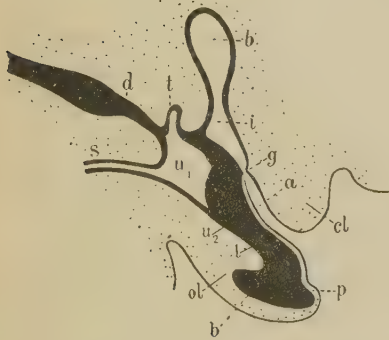


Fig. 7.

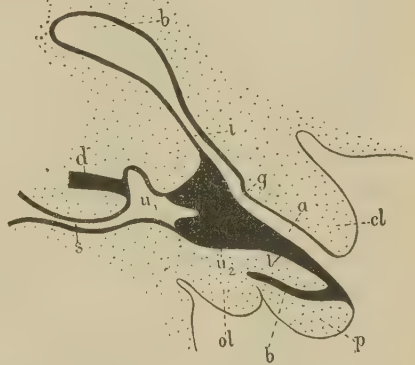


Fig. 6. Idealer Längsschnitt durch Urodäum und Afterfeld eines ♂ Enten-Embryos, 11 Tage alt. Aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 12/1.

Fig. 7. Idealer Längsschnitt durch Urodäum und Aftergegend eines ♂ Enten-Embryos. Aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 10/1.

Gemeinsame Bezeichnungen:

a Aftertasche oder Proktodäum, *b* Bursa Fabricii, *cl* caudale Afterlippe, *d* Enddarm s. str., *g* Grenze zwischen Aftertasche und Urodäumslumen im Bursastiele *i*, *i* Höhle des Bursastieles, *l* Uralleiste und ihr solider Fortsatz *b'*, die Anlage des Blindschlauches, *ol* orale Afterlippe, *p* Phallus, *s* Allantois-stiel, *t* Urogenitaltasche, *u1* Lumen des Urodäums, *u2* solide Doppelfalte des Urodäums.

Urodäum entsprechend dem allgemeinen Größenwachstume der Beckenregion mehr dorsalwärts auszieht. Dann sitzt die Bursa-Anlage, welche zuerst gleich einem kurzen und plumpen Fersenhöcker der dorsocaudalen Ecke des Urodäums anhing, einem längeren leistenförmigen Auswuchse derselben auf, welchen ich künftig den Stiel der Bursa-Anlage (Fig. 6, 7 *i*) nennen will. An der hinteren dorsalen Ecke des Urodäums sind also zwei Abschnitte differenziert worden: die eigentliche birnförmige Bursatasche (*b*) mit großem Lumen, und die schmale Stielplatte (*i*), welche untrennbar mit dem Urodäum

zusammenhängt. Die ektodermale Aftertasche (*a*) steht unterhalb der Verbindungsplatte des Urodäums mit der Bursa Fabricii. Dazwischen liegendes Mesoderm trennt die beiden, verschiedenen Keimblättern entstammenden Anlagen längere Zeit vollständig.

Ich lege besonderes Gewicht darauf, dass bei *Anas*-Embryonen von 20,0 mm Länge die innige Verbindung der entodermalen Epithelzellen zwischen Bursa Fabricii und Urodäum leicht beobachtet werden kann, und leite daraus das Recht ab, im Gegensatz zur bisherigen Auffassung die Bursa Fabricii als ein bleibendes Anhängsel des Urodäums zu bezeichnen, welches unzweifelhaft als solches, d. h. als ein Auswuchs des Urodäums entsteht und seinen Zusammenhang mit dem Mutterboden während des ganzen Lebens nicht mehr löst. Diese Thatsache wurde von den früheren Untersuchern desshalb nicht festgestellt, weil in der Bursa-Anlage, d. h. sowohl in der Tasche selbst, als in der zum Urodäum ziehenden Stielplatte ein selbständiges Lumen auftritt, während der größere Theil des analen Urodäumabschnittes (Taf. IX Fig. 4 *u*₂) als solide Epithelplatte persistirt. Das Lumen des Bursastieles (Fig. 6, 7 *i*) reicht ventralwärts bis an die der urodäalen Kante entlang wachsende Aftertasche, und geräth durch Resorption der beide Anlagen trennenden Epithelschichten früher mit deren Lumen in Kommunikation, als das eigentliche Urodäum. Dann sieht es auf Längsschnitten (Fig. 6 und 7) so aus, als ob die Afteröffnung direkt in das Lumen der Bursa Fabricii selbst hinein führte und das Urodäum später in die Aftertasche durchbräche, wie WENCKEBACH meint. Meine Studien jedoch haben mich überzeugt, dass bei dieser Deutung die wirklichen Bildungsvorgänge zu wenig ins Auge gefasst wurden.

Ungefähr am zehnten oder elften Tage bei *Anas* und *Anser* treten nämlich im hinteren Rande der urodäalen Platte, und zwar oberhalb des Grundes der Aftertasche und unterhalb der blasigen Anlage der Bursa Fabricii — d. i. an jener Stelle, welche zum Stiel der Bursa (Fig. 6, 7 *i*) auswachsen wird — einige feine Lakunen auf, um einen später daraus entstehenden kleinen Hohlraum vorzubereiten. Sie sind förmlich in einer Längsreihe angeordnet und fließen sehr rasch zu einem engen, cylindrischen Lumen zusammen, welches wie ein ventral gerichteter Ausläufer (*z*) der Lichtung der Bursatasse (*b*) erscheint und gegen den Grund der Aftertasche zieht, ohne mit deren Höhle irgendwie zu kommunizieren. Wer die Verhältnisse nicht eingehend studirt, wird dieses feine Lumen ohne Weiteres als zur Bursa Fabricii gehörig betrachten, da es sich direkt in dieselbe fortsetzt. Jedoch bin ich,

in Erwägung der Thatsache, dass dasselbe in der soliden Verbindungsleiste zwischen Urodäum und Bursa Fabricii, d. h. in dem von mir Bursastiel genannten Theile des Urodäums auftritt, zur Überzeugung gelangt, man müsse diesen freien Spaltraum (*i*) als eine dritte, in dem komprimirten Urodäum entstandene Hohlzone auffassen. Dieser Deutung zufolge würde also die Entwicklung der urodäalen Lichtung folgende Phasen durchmachen: Ursprünglich weit und geräumig, verengt sie sich zeitweilig, indem die Zelllagen der rechten und linken Epithelwand (u_2) median zusammenrücken, so dass nur in der Region der Einmündung des Enddarmes und der Urogenitalgänge eine schmale Hohlzone (u_1) übrig bleibt, hingegen der hintere Theil bis zur Bursa Fabricii hin als solide Doppellamelle erscheint. Vollkommen unabhängig davon tritt hernach die lakunäre Höhle der Bursaanlage (*b*) auf. Bis diese eine kleine Epithelblase geworden ist, dauert der solide Zustand der analen Urodäumlamelle fort, dann aber weicht eine kleine und stiel förmig auswachsende Zone (Fig. 6 *i*) am caudalen Rande der Doppelplatte des Urodäums aus einander und lässt den oben beschriebenen feinen Spalt entstehen, welcher dorsalwärts mit der Bursahöhle communicirt. Gegen das ventrale Blindende dieses Spaltes im urodäalen Bursastiel stößt der blinde Grund der Aftertasche, welche eigentlich nur an der ventralen Hälfte des Urodäums entlang streicht, und mit dessen übrigen, immer schräg über der Aftertasche stehenden Theile gar nicht in Berührung tritt. Ich behaupte bestimmt, dass die Bursa Fabricii mit der Aftertasche nichts zu thun hat.

Die ektodermale Aftereinsenkung liegt in jüngeren Stadien unterhalb der Verbindungsplatte zwischen Urodäum und Bursaanlage, und es sind die beiden, verschiedenen Keimblättern entstammenden Wand-schichten ziemlich deutlich zu unterscheiden. Später rücken sie so nahe an einander, dass es kaum möglich ist, die Zellreihen als dem Ektoderm oder Entoderm zugehörig zu erkennen. Dies geschieht bei Anser zwischen dem 8. und 9. Tage (Taf. IX Fig. 4) bei Embryonen von 17—18 mm Länge. Nachdem die eben beschriebene feine Lichtung im Bursastiele des Urodäums aufgetreten ist, bricht die Aftertasche gegen die Stielzone durch und es zieht dann eine schmale Lichtung vom Aftermunde bis in den Grund der Bursatasche (Fig. 6, 7). Die Grenze der proktodäalen und urodäalen Höhle ist auch nach erfolgtem Durchbruche noch eine Zeit lang mit ziemlicher Sicherheit zu bestimmen, weil die Achsen beider Anlagen einen Winkel mit einander bilden, der sich durch eine Knickung in dem caudalen Kontour (Fig. 6 *g*)

ausspricht¹. Wenn bei *Anas* von 24,8 mm Länge der Durchbruch durch Reißen der feinen Epithelbrücken erfolgt, so stehen Aftertasche und bursales Urodäum (*v*) (aber nicht die Bursahöhle) durch ein feines Lumen in durchgehender Verbindung. Das Lumen der Durchbruchsstelle ist anfänglich sehr eng; dann aber erweitert sich dieselbe nach oben und unten und geht in eine mehr cylindrische Form (Fig. 7) über. Bald wird der Unterschied derart aufgehoben, dass weder aus der Form des Lumens, noch aus der Winkelstellung bei älteren Embryonen ein sicherer Schluss auf den Ort des Durchbruches gezogen werden kann (Fig. 4). Aber noch an Schnitten von *Anas*-Embryonen von 24,8—27,0 mm Länge, also einige Zeit nach erfolgtem Durchbruche, glaube ich mit Sicherheit die Grenze der Aftertasche angeben zu können. Als Beweis hierfür lässt sich anführen: Es ist bei Embryonen von *Anas* und *Anser* in den oben bezeichneten Größen an der Übergangsstelle der kommunizierenden Lumina (wo früher der dritte kleine Hohlraum im Urodäum auftrat) noch deutlich eine Zellhäufung (Fig. 6 *g*) als ein kleiner Vorsprung in dem dorsalen Innenwandkontour gegen das Lumen zu sehen, die allerdings nicht lange bestehen bleibt. Analwärts von der Stelle steht das dorsoventral abgeplattete Lumen der Aftertasche (*a'*). In dem gegenüber dem Vorsprunge liegenden Wandtheil, d. h. der ventralen Wand, gleicht sich die Grenze viel rascher aus. Es zeigen demnach mediane, dünne Längsschnitte in diesen Stadien noch die Grenze der Aftertasche als die beschriebene Vorsprungsstelle des Epithels der caudalen bzw. nunmehr dorsalen Wand, die erst bei *Anas* von 27,0 mm verwischt ist. Außerdem bleibt nach dem völligen Durchbruche die frühere Grenze einigermaßen erhalten durch den Unterschied in der Weite des Lumens. Das Aftertaschenlumen ist nämlich immer noch im orocaudalen Durchmesser schmal, ein zur Medianebene quergestellter breiter Spalt, der sich zum bursalen Urodäum allmählich verjüngt, um leicht in das Lumen der Bursa Fabricii überzugehen, welches einen rundlichen Querschnitt und fast doppelt so großen Durchmesser besitzt als die Afterlichtung. Aber auch dieser Unterschied beginnt bei *Anas* von 27,0 mm Länge zu schwinden (Fig. 7), die Durchmesser beider Lumina werden gleich hoch. Jedoch ist hervorzuheben, dass die Breitenausdehnung in so fern nicht überall die gleiche ist, als die Seitenwände vom Bursastiel aus

¹ Die Achse der Aftertasche ist in einem Winkel von 45° zur Rückenlinie geneigt, der caudale Bursarand dagegen steht fast senkrecht zur Rückenlinie. Die Knickung gleicht sich durch Vorwärtsbeugung der Bursa Fabricii langsam aus.

gegen den Aftermund divergiren. Im Laufe der Entwicklung bleibt der orale Bursaabschnitt immer der größere. Die winkelige Knickung der Aftertaschen- und Bursaachse verstreicht, es bildet sich bald eine gemeinsame Achse aus.

Allmählich wird auch der mesodermale Theil stärker, das Bursaepithel wird von einer an Dicke zunehmenden, bindegewebigen, muskulösen und stark vaskularisirten Hülle gestützt; mit ihrer Umgebung hängt die Bursa Fabricii nur locker zusammen, lässt sich daher leicht aus derselben isoliren. Unter dem Einflusse der sich ebenfalls vergrößernden Nachbarorgane wird die Bursa dorsoventral etwas comprimirt, der Querschnitt fast halbmondförmig. Durch das Längswachsthum des Bursastieles erscheint die Länge der Zusammenhangszone mit der Urodäumlamelle, welche sich nicht in gleich kräftiger Weise dorsal vergrößerte, nunmehr geringer, obwohl sie sich gegen jüngere Stadien kaum verändert hat.

Differenzirungen der Schleimhaut der Bursa Fabricii treten bei Anas etwas später auf als bei Anser, wo bereits zwischen dem 10. und 12. Tage die Schleimhaut des oralen Theiles sich zu verdicken, in Falten zu legen und sekundäre Buchten zu treiben beginnt. Beim Hühnchen geht diese Umbildung verhältnismäßig früher vor sich. Den ausführlichen Angaben STIEDA's (26) und WENCKEBACH's (29) über die Entwicklung der follikelähnlichen Gebilde habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Der anale Theil der Bursa Fabricii nimmt bald auch den drüsigen Charakter an, doch sind die hier erscheinenden Drüsen nicht zu verwechseln mit den in der Afterhöhle auftretenden Talgdrüsen. Bald ist in dem Faltenwerk der Bursa Fabricii eine regelmäßige Anordnung zu bemerken, indem am ventralen Boden sich zwei hohe Längswülste neben einander entwickeln, welche von der Spitze an gegen den Bursastiel sich verjüngen. In den übrigen Wandabschnitten sind nur runzelige Fältelungen zu finden.

Gegen das Ende der Brutzeit bildet sich die Bursa Fabricii langsam aus der mehr lappigen Gestalt zu einem drehrunden Zapfen um, der oralwärts sich etwas verjüngt. Er ist vom Bauchfell überzogen und in seiner ganzen Länge mit der dorsalen Enddarmwand locker verbunden. Im Zusammenhange mit dem Wachsthum der übrigen Organe liegt es, dass die Bursa Fabricii schließlich aus der Medianebene etwas gegen die rechte Seite verschoben wird, während der Enddarm seine Mittellage beibehält.

Die Lichtungen der Bursa Fabricii nebst ihrem Stiele und des Urodäums sind noch in sehr später Zeit von einander getrennt, weil

der anale Rand des Urodäums (Fig. 4 u_2) auffallend lange im Zustande der soliden Epithelplatte verharret; anscheinend erst unmittelbar vor dem Ausschlüpfen weichen die beiden Schichten aus einander, so dass die napfförmige Höhle des Urodäums mit der Lichtung im Bursastiele in direkte Kommunikation tritt und auch die offene Verbindung mit der Aftertasche hergestellt wird. Die damit einhergehende Erweiterung des Endabschnittes des Urodäums wird schon früher vorbereitet, indem die anale Randplatte in viele kleine Längsleisten gelegt wird (Taf. IX Fig. 8 *f*).

Stilistisch interessant ist die Thatsache, dass sowohl der Enddarm an der vorderen Grenze des Koprodäums, als auch die hintere Grenze des Urodäums bei den Vögeln so lange Zeit soliden Charakter bewahren und denselben erst verlieren, kurz bevor die physiologische Leistung des Darmes überhaupt anhebt.

Die Entwicklung des Phallus.

Das Begattungsorgan (Phallus) der Vögel ist bisher selten anatomisch untersucht worden, vielleicht weil es bei so wenigen Arten entwickelt ist. Unsere Kenntnisse stützen sich immer noch auf die grundlegende Abhandlung von JOHANNES MÜLLER (20), deren wesentliche Angaben von GADOW und BOAS bestätigt wurden. Da MÜLLER die vor dem Jahre 1837 erschienenen Arbeiten kritisch zusammengefasst hat, dürfen wir seinen Aufsatz als Grundlage unserer Darstellung wählen. Er hat vier Gruppen des Ruthenbaues bei den Vögeln unterschieden und die verbreitetste Form, welche bei den Straußen, Enten und Gänsen auftritt, ausführlich beschrieben, um daran vergleichende Betrachtungen über den Grundplan der Ruthe zu knüpfen.

»Bei oberflächlicher Beobachtung scheint der Penis dieser Gruppe dem Formtypus der Krokodile und Schildkröten verwandt zu sein, denn er besitzt einen festen Theil, dessen der unteren Kloakenwand zugehörige Hauptmasse aus zwei an der Basis verwachsenen, nach der Eichel zu asymmetrische Schenkel bildenden, fibrösen Körpern besteht. Auf ihrer Dorsalseite liegt die mit cavernösem Gewebe ausgepolsterte Samenrinne; dazu gesellt sich aber noch eine an der freien Spitze des Ruthenwulstes befindliche Öffnung, welche in einen langen, unpaaren Blindsack führt, der bei der Begattung ausgestülpt wird.« MÜLLER schildert den Befund bei *Rhea americana* (Fig. 8) folgendermaßen: »Als Einstülpung der äußeren Haut der Ruthe zieht der rohrförmige Blindsack Anfangs längs der unteren Wand der

fibrösen Körper zwischen diesen und der äußeren Haut der Ruthe hin. Er ragt aber über die Ruthe hinaus und liegt in vielen Krümmungen, von einem dichten, mit elastischen Fasern durchzogenen Zellgewebe verhüllt, an der unteren Seite der Kloake zwischen dem Schließmuskel der Ruthe und der Haut des Afters. Sein rückläufiges Blindende ist an die untere Furche der fibrösen Körper festgeheftet, und zwar befindet sich die Anheftungsstelle nicht ganz in der Mitte des festen Ruthenwulstes. Zieht man an der Öffnung, am Ende des festen Theiles der Ruthe die sich hier einstülpende Haut an, so kann man nach und nach die ganze Hälfte des Rohres wie den Finger eines Handschuhes, der vorher eingestülpt worden, ausziehen, und die Ruthe verlängert sich dadurch bis auf das Doppelte des festen Theiles derselben, oder wächst um die Hälfte der Länge des eingestülpten Rohres. Da das innere blinde Ende des Rohres angeheftet ist, so kann es sich nur zur Hälfte ausstülpfen, wobei die innere Hälfte in die äußere Hälfte hineintritt. Bei dieser Ausstülpung wird die äußere Fläche des eingestülpten Rohres zur inneren, die innere zur äußeren. Das Rohr besteht aus drei Schichten, einer äußeren elastischen Schicht, einer mittleren cavernösen Lage, welche als Fortsetzung des cavernösen Gewebes der Samenrinne bloß an der vorderen ausstülpbaren Hälfte vorkommt, während es an der anderen, mit ihrem blinden Ende angewachsenen Hälfte des Rohres fehlt. Die innere Schicht ist eine Schleimhaut und die Fortsetzung der Epidermis des festen Theiles der Ruthe, welche sich an der Eichelspitze nach innen einstülpt, so dass der Blindsack als eingestülpter Spitzenthail zu betrachten ist. Nach der Begattung wird das ausgestülpte Rohr durch ein starkes gelbes, elastisches Band zurückgezogen, welches an der unteren Fläche des fibrösen Ruthenkörpers in der Mitte einer Rinne entspringt, die durch die Auseinanderlagerung der vorderen Hälften der fibrösen Körper entsteht. *Casarius Bennetti* und *Dromaeus Novae Hollandiae* verhalten sich wie *Rhea*.

Fig. 8.



Schematischer Längsschnitt durch den Penis und die ventrale Kloakenwand von *Rhea*. Schleimhaut punktiert, nur die Samenrinne schwarz. *f* Corpus fibrosum, *r* Samenrinne, *r'* deren Fortsetzung an der Wand des Blindschlauches, *g* Ende der Samenrinne, *o* Öffnung des Blindschlauches an der Penis Spitze. (Nach Boas.)

Der Bau der Ruthe bei den Gänsen, Enten und Schwänen stimmt mit dem der dreizehigen Ratiten ziemlich überein, denn das Organ

besteht aus einem festen Körper mit tiefer dorsaler Rinne, welche sich auch in den langen rohrförmigen, ausstülpbaren und durch einen elastischen Strang zurückziehbaren Blindschlauch fortsetzt.

Eine solche Form des Begattungsorgans kommt jedoch nicht allen Vögeln zu; der afrikanische, zweizehige Strauß, *Struthio*, nimmt durch den Bau seiner Ruthe eine ganz besondere Stellung ein: Sein Penis besteht im Wesentlichen aus zwei soliden fibrösen Körpern, welche asymmetrisch in Länge und Dicke sind und kein cavernöses Gewebe enthalten. Beide Körper sind median durch fibröses Gewebe fest verbunden, so dass an der dorsalen und ventralen Seite je eine Medianrinne entsteht. Die dorsale ist mit cavernösem Gewebe ausgepolstert, welches der ventralen vollkommen fehlt. Die vordere Hälfte der Ruthe, wie MÜLLER sagt: »die Eichel«, ist durch einen ventral zwischen die beiden fibrösen Körper eingeschobenen elastischen Körper versteift, welcher in seinem Innern cavernöse Struktur besitzt und von einer dicken gelben, elastischen Hülle umgeben ist. »Durch den elastischen Strang wird die Ruthe der Strauße von selbst nach unten und vorn gekrümmt, wenn sie aus der Kloake heraustritt, was natürlich ihre Einführung in das Weibchen erleichtert.« Bei anderen Carinaten wird bloß ein zungenförmiges Rudiment der Ruthe, bald mit, bald ohne deutliche Rinne beobachtet, z. B. bei *Otis*, *Ardea*, *Crax*, *Penelope*, *Crypturus*. Endlich mangelt eine eigentliche Ruthe den meisten Vögeln.

GADOW's (9) Darstellung der Begattungsorgane der Vögel ist nur ein ausführliches Referat von J. MÜLLER's grundlegender Abhandlung, da GADOW an einigen Präparaten durchweg die Richtigkeit derselben bestätigen konnte. Auch MÜLLER's Ansicht über die Homologie der Ruthentheile bei den Vögeln, welche ich jetzt besprechen will, wird dort unverändert wiederholt. MÜLLER hatte die Untersuchung bei den Vögeln geführt, um den einheitlichen Stil der Kopulationsorgane für die höheren Wirbelthiere zu erkennen. Das unerwartete Vorkommen eines eingestülpten Blindschlaches der Ruthe bei einigen Vogelarten reizte ihn, diejenige Form des männlichen Begattungswerkzeuges zu suchen, welche sich mit dem sonderbaren Ruthentheile vergleichen und als homolog erweisen lasse. Er glaubte sie in den paarigen Begattungsschläuchen der Schlangen und Eidechsen gefunden zu haben und hielt an dieser Ansicht fest, trotzdem eigentlich alle damals und heute bekannten Thatsachen dagegen sprachen. Denn die Begattungsschläuche der Schlangen und Eidechsen sind doppelt vorhanden, sie liegen im Ruhezustande nicht gewunden in einem kleinen Raume

neben dem After, sondern in ganzer Länge an der unteren Fläche des Schwanzes, gegen dessen Spitze hin ausgebreitet, sie ermangeln eines festen fibrösen Theiles und werden nicht durch elastisches Gewebe, sondern durch einen Muskel nach dem Coitus zurückgezogen. MÜLLER legte eben größeres Gewicht darauf, dass im Inneren des schlauchförmigen Penis die Samenrinne vorhanden sei, und auf jeder Seite der Kloake nahe der Ausmündung des Samenkanals beginne, und vertrat folgende Deutung:

1) Die Schlangen und Eidechsen haben von dem festen fibrösen Theile des Penis der Strauße, der Schildkröten und Krokodile, welcher Theil an der unteren Wand der Kloake angeheftet ist, nichts.

2) Dagegen haben sie allein den ausstülpbaren Theil der Ruthe der dreizehigen Strauße, Enten und Gänse mit denselben inneren Bestandtheilen, außer dass dieses Penisrohr nicht durch elastisches Gewebe wie bei den Vögeln, sondern durch einen Muskel eingezogen wird, dass ferner das blinde Ende dieses Rohres nicht an festen Theilen angewachsen ist, sondern selbst bis auf seinen Grund sich ausstülpfen kann, wenn der an ihm befestigte Muskel es zulässt, und dass endlich dieses Rohr doppelt ist.

Die beiden Thesen JOH. MÜLLER's haben eigentlich den Sinn: eine tiefere Ähnlichkeit zwischen den verglichenen Formen besteht nicht; sie erinnern nur an einander, weil beide während der Begattung umgestülpt werden. Eben so wenig ließ sich die Homologie des ausstülpbaren Ruthentheiles mit Bestandtheilen des gleichen Organs bei Säugethieren erweisen. MÜLLER selbst erklärt, dass derselbe mit keinem Stücke der Genitalien der Mammalia im erwachsenen oder fötalen Zustande zu vergleichen sei. Der ausstülpbare Abschnitt sei keine Modifikation irgend eines im allgemeinen Plane der Ruthe der Wirbelthiere liegenden Stückes, sondern eine ganz eigenthümliche, den Säugethieren völlig fremde Erscheinung, gleichsam eine blind-darmartige Verlängerung der Cavität der Vorhaut oder der Ruthenscheide nach rückwärts. »Bei den dreizehigen Straußen, den Enten und Gänsen habe die Natur beiderlei Extreme des Apparates zugleich angewandt, den Säugethiertypus und den Schlangentypus in unvollkommenem Zustande vermittelnd; vom Säugethiertypus hat sie das cavernöse Gewebe der Corpora cavernosa penis fallen lassen und das Gerüst behalten, vom Corpus cavernosum urethrae hat sie die fötale Spaltung erhalten. Vom Typus der Schlangen und Eidechsen hat sie einen unvollkommenen Gebrauch gemacht, indem sie nur eine der beiden Röhren zur Entwicklung brachte.«

JOH. MÜLLER's Ansicht war so gezwungen, dass sie keine Anhänger fand. GEGENBAUR, welcher sie in der ersten Auflage der vergl. Anatomie berichtet, hat sich bis zur zweiten Auflage vollständig davon befreit.

BOAS (5) widmet den Vögeln nur eine ganz kurze Beschreibung, welche nichts wesentlich Neues bietet. Die Nothwendigkeit, das Begattungsorgan der Vögel eng an dasjenige der Schildkröten und Krokodile anzuschließen, erscheint ihm unbestreitbar und keiner besonderen Begründung bedürftig. Seine Darstellung lässt im Übrigen bloß erkennen, dass er JOH. MÜLLER's Vergleich mit den Kopulationsschläuchen der Saurier und Schlangen als verfehlt ansieht. Er selbst versuchte es gar nicht, den morphologischen Werth des umstülpbaren Blindschlauches, sondern nur den Mangel desselben bei *Struthio* zu erklären und glaubte das Homologon in dem elastischen Körper an der Ruthenspitze oder, wie er sich ausdrückt, in der cavernösen Gewebsmasse derselben zu finden. »Stellen wir uns vor, dass das Lumen und die epitheliale Auskleidung des Schlauches der dreizehigen Strauße sich immer mehr verengert und von dem blinden Ende aus verschwindet, so werden wir schließlich, wenn das Organ übrigens wesentlich unverändert bleibt, die Verhältnisse von *Struthio* vor uns haben. Jedenfalls kann ich nicht daran zweifeln, dass das Fehlen des Schlauches bei *Struthio* als eine sekundäre Erscheinung zu beurtheilen ist. Da wir denselben sowohl bei mehreren Ratiten, wie bei den Lamellirostres in übereinstimmender Ausbildung vorfinden, ist er ohne Zweifel bei den gemeinsamen Vorfahren der Ratiten und Entenvögel vorhanden gewesen — und dann kann seine Abwesenheit bei *Struthio* keine primäre sein. Wenn der Penis von *Struthio* also mit demjenigen der Schildkröten und Krokodile eine größere Ähnlichkeit darbietet, als der Penis von *Dromaeus* etc., beruht das ganz offenbar auf einer sekundären Rückbildung eines Elementes des ersteren.«

GADOW dagegen giebt JOH. MÜLLER's Deutung fast ohne Einrede wieder, nur schwächt er den Vergleich des Penisblindsackes mit der ausstülpbaren Ruthe der Eidechsen und Schlangen dadurch ab, dass er beide als analoge Gebilde erklärt.

Bei dieser Sachlage blieb kein anderer Weg, um sicheren Aufschluss zu gewinnen, als neue Untersuchungen über die Morphogenie der räthselhaften Organe. Die Ergebnisse derselben haben mich darüber belehrt, dass der Phallus wie bei den Reptilien von der vorderen Afterlippe aus entsteht und gewissermaßen

einen einem speciellen Zwecke angepassten Abschnitt derselben vorstellt. Es wird daher nothwendig, die am Aftermunde beobachteten Bildungsvorgänge im Zusammenhange zu besprechen.

Die Aftergrube war bald nach der Einsenkung durch einen Grenzwall von der Nachbarschaft abgegliedert worden, indem seitlich und etwas hinter der von allem Anfange an deutlichen, oralen Lippe zwei laterale Längswülste über das Niveau der Schwanzoberfläche hervortreten (Anas-Embryo von 9,0 mm Gesamtlänge), die wie seitliche Afterlippen erscheinen und gegen die Mittellinie des Schwanzes konvergiren. Es dauert noch einige Zeit, bis die beiden Randfalten wirklich zusammenfließen, um den Aftermund caudalwärts als hufeisenförmig gekrümmte, hintere Afterlippe zu umschließen. Die kegelförmige, orale Afterlippe ist von jeher kräftiger entwickelt und ragt höher über die sie rechts und links umgreifenden hinteren Wülste heraus. Sie wird in den nächsten Stadien nach den Seiten zu etwas breiter, und besonders ihr gegen den Aftermund hin zugespitzter Gipfel tritt stärker hervor (Taf. IX Fig. 1—4 *vl*), während sich die caudale Vereinigungsstelle der beiden konvergirenden Längsfalten nur langsam über das Schwanzniveau erhöht. Die beiden Afterlippen vergrößern sich nach allen drei Richtungen des Raumes, besonders legen sich die vorderen Enden der caudalen Afterlippe an die Seiten der vorderen an, und fließen mit ihr zusammen. Bei männlichen Embryonen von Anas und Anser von durchschnittlicher Länge von 15—17 mm (beim Weibchen einige Millimeter mehr) haben sie sich zu einem mehr oder weniger runden Ringwall von ungleich hohem Profile vereinigt. Denn die orale Hälfte des Afterwalles, welche der caudalen in der Entwicklung stets voraneilt, ist auch nach der Vereinigung zum Ringwalle dicker und höher, weil von ihr die Phallusanlage gebildet wird (Taf. IX Fig. 5).

Obwohl der Ringwall erst noch ohne deutliche periphere Grenzfurche der Basis auf die Körperoberfläche abfällt, ist die Region des Aftermundes doch gut von der Umgebung abgehoben, und man kann mit Recht von den vereinigten Afterlippen als von einer, den Aftermund umschließenden Afterlippenpapille (Taf. IX Fig. 5) sprechen, welche nicht völlig kreisrund, sondern ein wenig queroval ist.

Die orale Afterlippe verräth schon frühzeitig die Tendenz, über den Aftermund sowohl ventral- als caudalwärts auszuladen. Obgleich sie in den ersten 8 Tagen der Bebrütungszeit verhältnismäßig wenig wächst, fällt doch auf Längsschnitten wie an den Flächenbildern auf, dass ihre Höhen- und Breitenausdehnung zunimmt und der

mediane Pol der Lippe nahe dem Aftermunde sich kegelförmig zuspitzt. Wenn auf diese Weise die mediane Zone der Orallippe sich immer deutlicher von ihren Seitentheilen abhebt, kann man sie als Phallushöcker (Taf. IX Fig. 5 *p*) bezeichnen; denn sie allein wird, wie der weitere Verlauf zeigt, zur Ruthe entfaltet. Bei Anser-Embryonen mit der durchschnittlichen Gesamtlänge von 15,0 mm bildet er schon ein gut sichtbares Wärzchen der oralen Afterlippe, dessen Basis eben am Eingange der Aftertasche liegt, während er lateral und oral kaum von der übrigen Lippe abgefurcht ist. In den nächsten Tagen wächst der Phallushöcker in die Länge, den Aftermund immer mehr einengend.

Von der größten Bedeutung ist die enge Beziehung, welche schon bei den allerjüngsten Embryonen zwischen dem Urodäum und der oralen Afterlippe besteht und niemals während des individuellen Lebens gelöst wird. Bei der Schilderung der stilistischen Grundform des Urodäums habe ich bereits hervorgehoben, dass dessen Zehenfortsatz in die orale Afterlippe reicht (Taf. IX Fig. 2, 3). Nunmehr füge ich hinzu, dass dieser Ausläufer bis zur Spitze derselben vordringt und in ihr bleibt, auch wenn die Medianzone der Lippe sich als Phallushöcker differenziert (Fig. 6). Der urodäale Fortsatz hat frühzeitig die Gestalt einer schmalen Leiste, und besteht, wie die solide Zone des Urodäums überhaupt, aus zwei dicht zusammengepressten entodermalen Schichten. Er zieht längs der oralen Wand der ektodermalen Aftertasche (Fig. 6 *a*) ventralwärts in den medianen Phallushöcker (*p*) der vorderen Afterlippe (*ol*), so dass das Urodäum kraft seines schmalen Zehenfortsatzes an die ventrale Haut des Vogelkörpers grenzt. Da er in der Medianebene als seitlich komprimierte Epithelleiste liegt, so lässt sich bloß von seiner Ausdehnung in oro-analer Richtung sprechen, welche an der Spitze des Phallushöckers unbedeutend ist, gegen das Urodäum aber zunimmt, so dass man die Gestalt der Leiste in seitlicher Ansicht einem schmalen, spitzwinklichen Dreieck (Fig. 7 *l*) vergleichen kann. Anfangs ist die dreieckige Entodermplatte kurz und plump (Taf. IX Fig. 2 *l*), im weiteren Verlaufe der Entwicklung streckt sie sich, entsprechend dem Wachsthum des Phallushöckers, mehr in die Länge. Sie ist mit dem Ektoderm desselben innig verschmolzen (Fig. 7) und springt von demselben kielartig gegen das Mesoderm ein. Wenn später die beiden Schichten der Zellplatte aus einander weichen, bildet der urodäale Ausläufer eine Rinne an der Analfäche des Phallus, welche der Samenrinne der früheren Autoren entspricht, aber jetzt richtiger

als Uralrinne bezeichnet wird. Die Rinne reicht vom Urodäum bis zur Phallusspitze (Fig. 7) und stellt den direkten Weg her, auf welchem Sperma abfließen wird.

Die morphologischen Beziehungen der Samenrinne zum Urodäum sind so interessant, dass ich mit einigen Worten auf sie eingehen will. Meine Studien (Fig. 3, 6, 7) erweisen als charakteristisch für den anatomischen Stil der Vögel die Neigung des Urodäums, die hinterste anale Zone seitlich zu komprimieren und an beiden Ecken des Analrandes je einen unpaaren Fortsatz zu bilden, an der dorso-caudalen Ecke die Bursa Fabricii (*b*), an der ventrocaudalen Ecke die Uralrinnenleiste (*l*). Beide Fortsätze sind winkelig gegen die Urodäumplatte geneigt und ursprünglich schräg caudalwärts gerichtet, aber während der fortschreitenden Entwicklung wird die Stellung beider verändert, in höherem Grade an der Bursa-Knospe, welche fast um mehr als 90° oralwärts gedreht wird (Fig. 3, 6, 7, 4), in geringerem Maße an der Uralrinnenleiste, welche schräg ventralwärts zieht. Die zwei medianen Auswüchse weisen noch in anderer Hinsicht eine gewisse Übereinstimmung auf, indem ihre Spitzen die Stätte neuerer Differenzierung werden. Längst bekannt ist das Schicksal der Bursaknospe, deren terminale Zone (*b*) blasig erweitert wird, während die darunter liegende Zone (*i*) stielartig erscheint. Die Uralrinnenleiste tritt zunächst nur als abgeflachter Ausläufer auf, allein frühzeitig beginnt an ihrem ventralen Ende, das etwas unterhalb der Spitze des Phallushöckers liegt, die Produktion eines ganz neuen Organs, nämlich des von den früheren Untersuchern nicht richtig gedeuteten Blindsackes. Schon am 9. oder 10. Bebrütungstage fällt bei Anas- und Anser-Embryonen eine Verdickung (Fig. 6) am Ende der Uralrinnenleiste auf als Ausdruck stärkerer Wucherung ihrer Entodermzellen. Während der Phallushöcker über den Rand der Afterpapille vorwächst, und Platz für neue embryonale Anlagen schafft, dringt etwa am 11. Tage ein schmaler, oroventral gerichteter Auswuchs der Uralleiste, derselben ungefähr parallel gerichtet, in die Mesodermmasse der Phallusanlage ein, um rasch einen in der Achse des Phallushöckers bzw. der oralen Afterlippe fortwachsenden Epithelstrang (Fig. 7) zu producieren, der neben der Uralleiste sich einwärts schiebt, an die solide Platte des eigentlichen Urodäums (Fig. 4) gelangt und später sogar seitlich an der Mitte der rechten Urodäumwand endet. Bald tritt auch in diesem Strange ein Lumen auf, indem vom Boden der Samenrinne aus zwischen den Epithelzellen Lakunen entstehen, die zusammenfließen,

bis eine schmale Lichtung fertig gebildet ist, und der solide Strang eine blindsackförmige Epitheleinsenkung des apicalen Endes der Uralrinne darstellt. Also ist nunmehr nahe der apicalen Spitze ein unpaarer, epithelialer und hohler Nebenschlauch der an der caudalen Phallusfläche streichenden Uralrinne gebildet. Indem sich die umliegenden Mesodermzellen inniger an ihn schmiegen, entsteht eine kräftige Scheide des Epithelschlauches, und wir erkennen in der Anlage nunmehr den Blindsack des Phallus.

Die höckerige Phallusanlage ist bei Anas-Embryonen vom 11. bis 12. Tage schon energisch entwickelt (Taf. IX Fig. 5). Sie nimmt allseitig an Masse, Dicke und Länge zu und ragt ziemlich weit über den Aftermund hervor. Es liegt jedoch nicht im stilistischen Plane der Natur, den Phallus frei über der Bauchfläche zu entfalten, wie wir es z. B. vom Begattungsgliede mancher Säugethiere gewohnt sind. Daher sehen wir neue Vorgänge anheben, um den Phallushöcker in den von der Afterpapille umschlossenen Hohlraum des Proktodäums zu bannen und trotzdem eine ansehnliche Verlängerung desselben zu erzielen. Das geschieht durch den sonderbaren Process einer spiraligen Drehung. Die Fig. 6 auf Taf. IX erläutert das hiermit erreichte Resultat ohne Weiteres. Der Phallushöcker bleibt eben kein einfacher, konischer Zapfen, sondern windet sich spiralig zusammen, um vor dem Aftermunde nicht zu viel Raum zu beanspruchen. Die Drehung geschieht linksläufig und beginnt am Phalluspol. Am meisten fällt der Effect einer solchen Drehung an dem Verlaufe der Uralrinne (Taf. IX Fig. 6 *r*) ins Auge. Sie, welche ursprünglich längs der ventralen Mittellinie des Phallushöckers zog, verläuft an dem gezeichneten Präparate (Taf. IX Fig. 6) als eine Spiralfurche (*r*) mit hohen und dicken Seitenrändern. Ausgehend von der ventralen Medianecke der soliden Urodäumplatte an der oralen Aftertaschenwand, biegt sie aus der Medianebene sogleich nach rechts, gelangt dadurch von der analen Wand des Phallus auf die orale Fläche und steigt in ungefähr einundeinhalb Touren spiralig zur Spitze des Phallus empor, um am Eingange zum Blindsacke (*b*) zu enden. Die Drehung wird bei Anas und Anser ungefähr am 11. Tage bzw. 12. bis 13. Tage der Bebrütungszeit eingeleitet. Der Phallushöcker emancipirt sich dadurch immer stärker von der oralen Afterlippe und hängt jetzt, da sein Körper zugleich an Masse mehr zunimmt wie der ganze Vorderlippentheil der Afterpapille, als ein selbständiges Formgebilde an dem analen Abfalle der Vorderlippe. Der an der Spitze des Phallushöckers mündende

Blindschlauch wird ebenfalls der Drehung unterthan und zu einem spiraligen Strange mit fibröser Wandung umgestaltet. Vom 22. bis 23. Tage an treten Falten in seiner Wandung auf, eine davon differenziert sich als besondere Längsleiste, welche bis in den Grund des Blindschlauches hinabläuft. Die übrige Innenwandfläche ist cavernös gerunzelt.

Mit dem nunmehr Erreichten ist der Drang des Phallushöckers, sich von der Afterlippenpapille unabhängig zu machen, noch nicht befriedigt. Bald nach dem Zusammenflusse der Afterlippen zu einem Ringwalle (Taf. IX Fig. 5) zeigt sich auf dem oberen Rande eine kleine Furche, die, während der Phallus in die Länge wächst und die Drehung erfährt, ringsum läuft, so dass schließlich eine Ringfurche auf dem Randplateau der Afterpapille gebildet ist, welche einen centralen sekundären Ringwall (Taf. IX Fig. 6 *sw*) von der übrigen Afterlippenpapille abtrennt. Mit dem Wachsthum des Phallushöckers wird die Furche an manchen Stellen tiefer, der sekundäre Ringwall höher und breiter; nur an einigen Punkten seines peripheren Randes ist sein Zusammenhang mit der Papille durch Unterbrechungen der Ringfurche im Oberflächenbilde zu konstatiren. So ist die Basis des noch frei vorragenden Phallushöckers von einer ovalen hufeisenförmigen Falte (Taf. IX Fig. 6 *sw*) gleich einer zarten Krause umhüllt, und es schließen jetzt eigentlich zwei Ringwälle des Aftermundes den Penisböcker ein: ein basaler Ringwulst an der ursprünglichen Afterlippenpapille (Fig. 6 *ap*), und der sekundär entstandene, freilich nicht ganz vollständige Innenwall, welcher von seinem Mutterboden durch eine tiefe Furche getrennt ist und nur durch schmale mediane Faltenbrücken mit der oralen und caudalen Afterlippe zusammenhängt. Der Innenwall wächst in die Höhe und Dicke und sucht den Phallus förmlich einzuhüllen. Doch auch der mit Federn besäte und in Längsfalten gefurchte basale Ringwulst (Taf. IX Fig. 6 *ap*) verstärkt und vergrößert sich über die Bauchfläche, bis er stärker als der sekundäre Ringwall ist. Dadurch entzieht sich der letztere allmählich dem die Körperfläche beschauenden Auge, indem er sammt dem Phallus von dem höher ansteigenden, basalen Ringwulst umschlossen und endlich verdeckt wird (Taf. IX Fig. 7).

Das gleiche Schicksal erfährt der Phallushöcker selbst. Ungefähr am 24. Tage der Bebrütungszeit der Anas-Embryonen (beim Weibchen bereits einige Tage früher und in rascherem Tempo) beginnt der Phallus kraft des Wachsthumes des Basalwulstes und des

Innenwalles sich in die Aftertasche zurückzuziehen, wobei sich auf ihm zahlreiche Querrillen bilden. Die sekundäre Ringfalte hat sich völlig über ihn gestülpt und sinkt zugleich in die Tiefe. Sie macht die Drehung des Phallus mit und erscheint dann in mehrere Abschnitte zerlegt (Taf. IX Fig. 7). Vom letzten Bebrütungstage ab ist bei äußerlicher Betrachtung nichts mehr sichtbar als der gefaltete Basalwulst der Afterlippenpapille, der eine Querfurche, den Aftermund umschließt.

Während der eben geschilderten Ausbildung des Phallus werden die genetischen Beziehungen (Fig. 7 und 4), welche zwischen dem basalen Ende der Uralrinne und der ventralen Ecke des Urodäums von vorn herein bestehen, nicht gelöst, so dass das Urodäum stets direkt mit der Uralrinne kommuniziert, bezw. Samenflüssigkeit aus dem Urodäum in diese gelangen muss, sobald der Verschluss des Urodäums nach der Bursakammer aufgehoben ist (Taf. IX Fig. 8). Der auf der großen Afterpapille liegende Eingang in die Aftertasche ist, wie aus der vorgehenden Beschreibung erhellt, in den letzten Tagen der Bebrütung, nachdem der Phallus mit dem sekundären Ringwalle sich in das Proktodäum zurückgezogen hat, nicht mehr homolog dem ursprünglichen Aftermunde, wie ich ihn bei den jüngsten Stadien geschildert habe. Denn über diese Stelle ist der Basalwulst so mächtig hinausgestiegen, dass caudal vor der Basis des Phallus, also außerhalb des ursprünglichen Aftermundes eine neue Höhlung, eine Art Vorraum der proktodäalen Tasche geschaffen wird, welche vom Rande der Afterpapille wie die Höhle eines Kraters einwärts zieht und den Phallus sammt seiner Basalfalte umschließt. Ich erblicke in dieser Afterzone, die RETTERER als Passage anal bezeichnet hat und die ich kurzweg Vorafter oder Präanus nennen will, eine ganz eigenartige, nur bei Vögeln beobachtete Stileigenthümlichkeit.

Bisher habe ich die Phallusentwicklung ohne Rücksicht darauf beschrieben, ob die Embryonen Männchen oder Weibchen sind, weil bei Anas und Anser die Individuen beiderlei Geschlechts in der ersten Anlage des Begattungswulstes vollkommen übereinstimmen. Die deutliche Entwicklung der Phallusanlage ist zwar bei weiblichen Embryonen auf etwas spätere Zeit verlegt (männliche Embryonen von Anas ungefähr von 15,0 mm, weibliche Embryonen ungefähr 18,0 mm Gesamtlänge). Aber die Formentwicklung schreitet bei beiden Geschlechtern bis gegen die Mitte der Bebrütung in übereinstimmender Weise fort, ja beim Weibchen erreicht der Phalluszapfen sogar schneller die charakteristische Schraubenform, freilich in etwas

geringeren Dimensionen, und zieht sich auch einige Tage früher in den Präanus zurück. Es ist bei ihnen ebenfalls, wenn auch nicht so extensiv, die Bildung des Präanus zu verfolgen. Daher kann eine Zeit lang, ungefähr zwischen dem 14. und 21. Tage bei Anas und Anser die äußere Gestalt der Afterpapille und des Phallushöckers zur Unterscheidung der Geschlechter nicht gebraucht werden. Beim ausgewachsenen Weibchen dauert die kleine, typisch geformte Phallusanlage als deutlich abgesetzte Clitoris.

Beim Hühnchen kann man wohl die Anlage des Phalluszapfens erkennen, aber keine weitere Entwicklung. Zunächst wird die vordere Afterlippe in homologer Weise angelegt, ihre caudale Wand fällt zur Aftergrube ab wie bei Anas und Anser, auch spitzt sich die mediale Zone der oralen Afterlippe etwas zu, doch bleibt die schärfere Modellirung bald stille stehen und wird weiterhin ganz verwischt. Einige Embryonen von *Corvus corone* ließen mich gleichfalls eine mit Anas übereinstimmende Phallusanlage entdecken. Das entwickeltste Stadium zeigt ähnliche Durchbildung wie Anas am 11. Tage, mit Längsrinne, jedoch ohne Blindschlauch. Ausgewachsene Individuen von *Monedula turrium* und *Fulica atra*, welche ich Dank einem glücklichen Zufalle seciren konnte, zeigten im Präanus einen aus den übrigen Schleimhautfalten hervorragenden konischen, und mit einer deutlichen Längsrinne versehenen Zapfen, welchen man auf Grund meiner Erfahrungen wohl als einen nicht voll entwickelten Phallus, bezw. als Clitoris ansehen darf. Durch die Güte des Herrn Professor Dr. CURT LAMPERT in Stuttgart erhielt ich Gelegenheit, einen älteren Embryo von *Struthio* (18 cm Schnabelspitze-Schwanzende und 5 cm Kopflänge) zu untersuchen und die typische Übereinstimmung mit den Befunden bei der Ente zu konstatiren. Die Afterpapille ist quer-elliptisch, die orale Lippe unbedeutend, die caudale Lippe setzt sich kräftig vom Schwanze ab. Der Phallus, ein 4,5 cm langer abgeplatteter Zapfen, hing über die vordere Afterlippe weit heraus. Die Samenrinne zog vom Rand des Urodäums deutlich abwärts, jedoch nicht bis zur Spitze, der Blindschlauch war noch nicht angelegt.

Litteratur.

- 1) K. E. VON BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I. Theil Königsberg 1828. II. Theil Königsberg 1837.
- 2) FRANCIS BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1881.
- 3) H. BARKOW, Anatomische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. In MECKEL's Archiv für Anatomie und Physiologie. Leipzig 1829.
- 4) TH. L. W. BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. In S. TH. v. SÖMMERING, Vom Baue des menschlichen Körpers. Bd. VII. Leipzig 1842.
- 5) J. E. V. BOAS, Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. 1891.
- 6) THEODOR BORNHaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867.
- 7) W. A. FORBES, On the Bursa Fabricii in Birds. In Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London 1877.
- 8) H. GADOW, Remarks on the Cloaca and on the Copulatory Organs of the Amniota. In Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXVIII. London 1888.
- 9) — Die Vögel. In BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. pag. 860.
- 10) E. GASSER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, MÜLLER'schen Gänge und des Afters. 1874.
- 11) — Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühner-Embryonen. In Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abtheilung. Leipzig 1880.
- 12) C. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1874.
— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. II. Leipzig 1901.
- 13) C. M. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Compositions des Appareils génitaux, urinaires et intestinaux. A leurs points de rencontre dans l'Autruche et dans le Cacoar. In Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle. Paris 1822.
- 14) — Des organes génito-urinaires. In Philosophie anatomique des monstruosités humaines. Paris 1823.
- 15) A. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
- 16) O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1896.
- 17) W. HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.
- 18) A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
- 19) CH. SEDGWICK MINOT, On the solid stage of the large intestine in the Chick. Boston, Mass. 1900.

- 20) JOHANNES MÜLLER, Über zwei verschiedene Typen im Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln und über die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbelthieren überhaupt. In den Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1836.
- 21) RICH. OWEN, Artikel »Aves«. In Cyklopädie of Anatomie and Physiology. London 1835—1836.
- 22) H. RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. In den Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig. I. Abtheilung Danzig 1820. II. Abtheilung Halle 1825.
- 23) ED. RETTERER, Contribution à l'étude du Cloaque et de la Bourse de Fabricius chez les oiseaux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie par ROBIN et POUCHET. 21. Année. No. 5. Paris 1885.
- 24) MARTIN SAINT-ANGE, Mémoires de l'Académie des Sciences, Savants étrangers. Tom. XIV. Paris 1856.
- 25) H. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von C. TH. v. SIEBOLD und STANNIUS. II. Theil. Wirbelthiere. Berlin 1848.
- 26) LUDWIG STIEDA, Über den Bau und die Entwicklung der Bursa Fabricii. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXIV. Leipzig 1880.
- 27) G. VALENTIN, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Berücksichtigung der Entwicklung der Säugethiere und Vögel. Berlin 1835.
- 28) MORRISON WATSON, Report on the Anatomy of the Spheniscidae, collected during the voyage of H. M. S. Challenger. In Rep. Sc. Results Challenger. Vol. VII. 1883.
- 29) K. F. WENCKEBACH, De Ontwikeling en de Bouw der Bursa Fabricii. Utrecht 1888.
- 30) ROB. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 4. Aufl. Jena 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

<i>a</i> Proktodäum,	<i>l</i> Uralfortsatz,
<i>ap</i> basaler Ringwulst der Afterlippenpapille,	<i>p</i> Phallus,
<i>b</i> Bursa Fabricii,	<i>r</i> Uralrinne des Phallus,
<i>cl</i> caudale Afterlippe,	<i>s</i> Allantoisstiel,
<i>d</i> Enddarm,	<i>sw</i> sekundärer Ringwall der Afterlippenpapille,
<i>f</i> Öffnung des Urodäums in den Bursa-stiel,	<i>u₁</i> Lichtung der urodäalen Oralzone,
<i>g</i> Urogenitalgang,	<i>u₂</i> solide Platte des Urodäums,
	<i>vl</i> orale Afterlippe.

- Fig. 1. Längsschnitt durch das Urodäum eines Embryos von *Anas*, ♂, 3.—4. Tag der Bebrütung. Vergr. 20/1.
- Fig. 2. Längsschnitt durch Urodäum und Aftertasche eines Embryos von *Anas*, ♂, 15,3 mm Scheitel-Steißlänge. Zwei Schnitte kombinirt. Vergr. 20/1.
- Fig. 3. Ansicht des Urodäums und der vorderen Afterlippe eines Embryos von *Anas*, ♀, 17,8 mm Scheitel-Steißlänge. Nach einem Wachsmodelle. Vergr. 40/1.
- Fig. 4. Längsschnitt durch das Urodäum eines Embryos von *Anser*, ♀, am 8. Tage der Bebrütung. Vergr. 20/1.
- Fig. 5. Linke Seitenansicht des Afterlippenwulstes eines Embryos von *Anas*, ungefähr am 10. Tage der Bebrütung. Nach der Natur. Vergr. 15/1.
- Fig. 6. Linke Seitenansicht des Afterlippenwulstes bei *Anas*, ♂, am 22. Tage der Bebrütung. Der spiralig gedrehte Phallus beginnt sich zurückzuziehen. *b* Eingang in den Phallusblindsack. Nach der Natur. Vergr. 12,5/1.
- Fig. 7. Flächenansicht der Afterlippenpapille von *Anas*, ♂, am 25. Tage der Bebrütung. Phallus fast völlig eingezogen. Nach der Natur. Vergrößerung 10/1.
- Fig. 8. Phallus, Aftertasche und Bursastiel von *Anas*, ♂, am 24. Tage der Bebrütung. Von der Dorsalseite betrachtet; die dorsale Wand der Aftertasche und des Bursastieles sind entfernt. Der Phallus ragt noch über die Afterlippe hinaus; die Öffnung (*f*) des Urodäums in die Aftertasche ist künstlich erweitert. Vom ventralen Rande derselben zieht die Uralrinne an die Phallusbasis. Nach der Natur. Vergr. 24/1.
-

IV.

Die Säugethiere.

V.

Die Stilistik des Urodäums und Phallus bei den Amnioten.

Von

Dr. Albert Fleischmann.

Mit Tafel X.

IV.

Die Säugethiere.

Nachdem ich Dank der Arbeit meiner Schüler die Stilart des Urodäums für die Sauropsiden erkannt hatte, fragte ich nach der bei Säugethieren bestehenden Homologie. Ich meinte damals von zeitraubenden Untersuchungen absehen zu können, weil bereits eine sehr große Zahl entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten über den Endabschnitt der Urogenitalorgane und den Damm vorliegt. Aber die neue Fragestellung erheischt sichere Kenntniss bestimmter embryonaler Vorgänge, welche von anderen Forschern nicht so eingehend betrachtet wurden, dass ich fremde Beobachtung für meine Zwecke verwenden konnte. So ward ich veranlasst, die natürlichen Objekte selbst anzusehen. Dazu dienten Embryonen von *Talpa europaea*, *Mus musculus*, *Cricetus frumentarius*, *Lepus cuniculus*, *Ovis aries*, *Sus domesticus*, *Felis domestica*, *Meles taxus*, weil ich von keiner Thierart eine vollständige Suite der Entwicklung zur Verfügung hatte. Was ich an diesen Präparaten sah, ist nicht neu und von anderen Beobachtern, z. B. KEIBEL, NAGEL, REICHEL, RETTERER, TOURNEUX, längst gesehen und abgebildet worden. Dagegen weicht meine Deutung der Präparate in wesentlichen Punkten von der Auffassung der genannten Autoren ab. Jene vernachlässigten den Vergleich, indem sie entweder nur auf den Menschen oder auf einige Säugethiere Rücksicht nahmen;

mein Bestreben war darauf gerichtet, den allgemeinen morphogenetischen Plan des Urodäums bei den Amnioten zu ergründen und bei den Säugethieren nur einen Specialfall des größeren Stilgesetzes zu suchen. Dadurch bekam die in den Grundzügen längst bekannte Sprache der Thatsachen allmählich einen neuen, nicht erwarteten Sinn, der so sonderbar anmuthete, dass ich selbst lange Zeit meiner eigenen Deutung widerstrebte. Eingehendes Nachdenken jedoch gab mir die Sicherheit der nunmehr vorzuführenden Auffassung. Ich schicke die persönlichen Bemerkungen voraus, um zu zeigen, dass ich nicht in leichtsinniger Weise eine seit 70 Jahren anscheinend immer besser begründete Lehre angreife, und weil ich aus eigener Erfahrung weiß, dass der fremde Leser meinen Ausführungen zunächst mit innerem Widerspruche folgen wird. Denn auch für mich lag die größte Schwierigkeit darin, mich von den in allen Lehrbüchern und Specialabhandlungen verbreiteten, sowie in eigenen Vorlesungen jahrelang wiederholten Irrthümern zu befreien.

Am meisten wurde der Fortschritt unserer Erkenntnis durch den vor undenklich langer Zeit eingeführten Begriff der »Kloake« aufgehalten. Wie derselbe in den vorstehenden Kapiteln als unbrauchbar für die Bezeichnung des anatomischen Befundes bei den Sauropsiden erwiesen wurde, so ist er auch ein Hindernis auf dem Gebiete der Säugethiere gewesen. Der Fehler des zunächst einfach und klar erscheinenden Begriffes liegt darin, dass er im physiologischen Sinne definirt ward, während die anatomische Forschung auf morphologische Merkmale gegründet sein soll. KEIBEL (Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1896. pag. 106—116) hat die widerspruchsvolle Definition desselben bei verschiedenen Autoren mit Recht gerügt, jedoch ohne eine wesentlich bessere Begrenzung zu geben. Er bestimmt den Kloakenabschnitt des menschlichen Embryos nach der ventralen Allantois und der dorsalen Darmmündung, gleichgültig ob der Raum durch eine provisorische Kloakenmembran geschlossen ist, oder frei ausmündet. Nach meinem Urtheil fehlt auch dieser Definition der sichere morphologische Charakter, doch will ich die Mängel des Begriffes nicht ausführlich erörtern, weil ich durch die Unterscheidung des letzten Darmabschnittes als Urodäum die früheren Fehler zu antiquiren hoffe. Ganz zu verwerfen ist NAGEL's Versuch, sogar eine äußere, ganz seichte Grube des Ektoderms, in welche Darm und Sinus urogenitalis münden sollen, als Kloake anzusprechen. Auch KEIBEL spricht einmal (l. c. pag. 126) von »Spuren einer ektodermalen Kloake«.

Ich ging nun darauf aus, eine bestimmte Formvorstellung des Kloakenabschnittes zu gewinnen und für ihre Ausdehnung feste morphologisch-topographische Grenzpunkte zu finden, mit deren Hilfe ich den Begriff des Urodäums festlegen könnte. GADOW selbst hat sich darüber nicht ausführlich geäußert, weil er offenbar nur die Sauropsiden genauer studirte. Die schematische Figur für Säugethiere in seiner Abhandlung ist zur Verdeutlichung seiner theoretischen Kombination gegeben, dass auch in der höchsten Gruppe der Amnioten das Urodäum vorkommen wird, — ohne Anspruch auf dauernde Geltung.

Was ferner die Zerlegung der embryonalen Kloake in die getrennten Ausführkanäle für Koth einerseits, Harn und Genitalzellen andererseits betrifft, so wird unser Denken heute noch von der im Jahre 1832 ausgesprochenen Ansicht RATHKE's beherrscht, sie erfolge durch das Einwachsen von zwei seitlichen Falten. TOURNEUX hat zwar versucht, anstatt derselben die Vorstellung einzuführen, dass eine frontale Scheidewand zwischen Enddarm und Sinus urogenitalis caudalwärts vordringe. Doch sind ihm RETTERER und KEIBEL nicht beigetreten, ja sogar noch in Streit mit einander gerathen, wem das Verdienst zukomme, die alte RATHKE'sche Lehre durch direkte Beobachtung unterstützt zu haben. Auch die Lehrbücher huldigen fast ohne Ausnahme der Ansicht RATHKE's. Ich selbst bin lange Zeit ein überzeugter Anhänger derselben gewesen, bis mich eigene Studien zur Erkenntnis führten, dass mit ihr endgültig gebrochen werden muss; denn ich habe nichts von den seitlichen Falten gesehen, und glaube, sie seien von uns Allen mehr wegen der einleuchtenden Art der Vorstellung und mit zu geringer Erwägung der wirklichen Thatsachen angenommen worden. Durch die Beschreibung einiger Schnittpräparate werde ich zeigen, dass die Scheidung des Enddarmes durch eine andere Form des Kloakenabschnittes, als sie bei Sauropsiden auftritt, vorbereitet ist, und dass es für die stilistische Beurtheilung des Trennungsvorganges gleichgültig sein kann, ob seitliche Falten einwachsen oder nicht.

Endlich bin ich auch in der Deutung des Penis von der bisher verbreiteten Ansicht abgewichen, welche ohne kritische Prüfung die menschlichen Verhältnisse als klaren Ausdruck des gemeinsamen Typus hielt, nachdem das vergleichende Studium vieler Amnioten-embryonen mich belehrt hat, dass der Phallus der Mammalia genau so wie bei den Sauropsiden ein Derivat der oralen Afterlippe, und kleiner als man bisher annahm, ist, sowie dass andere embryonale

Anlagen, der Geschlechtshöcker und die Geschlechtssalten nur Theile der Afterlippe darstellen.

Die Frage, ob ein Urodäum bei den Säugern vorhanden sei, beantworte ich im bejahenden Sinne. Ich habe dasselbe bei ganz kleinen Embryonen verschiedener Ordnungen in dem hintersten Theil des Enddarmes erkannt, welchen man bisher als »entodermale Kloake« bezeichnete. Wie durch vielfältige Beobachtung feststeht, ist das an das Ektoderm der Schwanzwurzel stoßende Blindende des Enddarmes zu einer Kammer erweitert, in welche gleich den Sauropsiden Darm, Allantoisstiel, sowie die Urogenitalgänge einmünden. Sie hat wegen dieser Eigenschaften als Urodäum zu gelten. Ich beschreibe es vom Maulwurf, weil mein Embryonenmaterial von dieser Art am reichsten ist (Taf. X Fig. 1). Der Enddarm (*d*) bildet auf ganz jungen Stadien einen Endsack von unregelmäßig viereckigem Profilumrisse; dorsale und ventrale Wand stehen einander ungefähr parallel. Die caudale Schmalseite liegt dem Ektoderm der Körperfläche an. Von der dorsalen Ecke der oralen Wand zieht das cylindrische Darmrohr nach vorwärts, an der ventralen Ecke hängt die Allantois und über die dorsale Wand springt der postanale Darm in die Caudalregion. Es hängen also Darm und Allantoisstiel an der oralen Wand des Urodäums, wie bei den Sauropsiden, und ihre Öffnungen sind gleichweit vom Afterfelde entfernt. Die WOLFF'schen Gänge (*g*) aber münden ventral unter dem Enddarm an der oralen Wand.

Bei einem etwas älteren Embryo von *Talpa* finde ich ganz andere Verhältnisse, welche einen wesentlichen Unterschied gegenüber der stilistischen Regel bei Reptilien und Vögeln bedeuten. Der Schwanzdarm ist geschwunden, die Grenzstelle des Enddarmes, vorher der Einmündung der WOLFF'schen Gänge benachbart, liegt jetzt nahe dem an das Ektoderm stoßenden Rande des Urodäums (Taf. X Fig. 2). Der Enddarm zieht also dorsal vom Urodäum und geht mit henkelartiger Krümmung in dasselbe über. Auch bei Embryonen anderer Arten (Katze, Fuchs, Schwein, Hamster) habe ich ähnliche Stadien beobachtet. KEIBEL (Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1896, Taf. III, IV, V), TOURNEUX (Journal d'Anat. et de Phys. 1888, pl. 14, 1889, pl. 9) und RETTERER (Journal d'Anat. et de Phys. 1890, pl. 5, 6) geben damit übereinstimmende Figuren. Mit dem Eintritt dieses Formzustandes ist eine wichtige Stilmodifikation des Urodäums gesetzt. Der Enddarm giebt seine bei Sauropsiden typische Einmündungsstelle dicht oberhalb des Allantoisstieles auf und wird der dorsalen, urodäalen Wand entlang geschoben, um bald nicht mehr an

der oralen Wand, sondern am hintersten Punkte der dorsalen Wand des Urodäums zu haften. Die Mündungsstelle der WOLFF'schen Gänge dagegen beharrt an der Oralwand, und deutet fernerhin gewissermaßen als Punctum fixum die vordere Grenze des Urodäums an. Letzteres hat nunmehr die Form eines engen rundlichen Schlauches angenommen; derselben bleibt es auch im weiteren Verlaufe treu. Niemals offenbart es die Neigung zur kammerartigen Erweiterung wie bei den vorher beschriebenen Sauropsiden.

Als neues Produkt tritt eine solide Wucherung der analen Urodäumwand von flacher, plattenähnlicher Gestalt (Taf. X Fig. 2 u_2) auf und gewinnt innige Beziehungen zu einem kleinen Höcker der ventralen Körperwand, der sich aus dem Afterfeld, dicht unter der Schwanzwurzel erhoben hat. Er wächst rasch an Masse und stellt die von früheren Untersuchern »Kloaken- oder Genitalhöcker« genannte, als Anlage des Penis angesprochene Knospe vor. Ich bezeichne ihn als orale Afterlippe, um seine Homologie mit dem gleichen Gebilde der Sauropsiden auszudrücken. Die Berechtigung dazu leite ich aus den engen Beziehungen ab, welche zwischen der oralen Afterlippe und der urodäalen Epithelplatte bei vielen Amnioten bestehen, denn das Urodäum der Krokodile und Vögel entsendet einen gleich gerichteten Fortsatz in die vordere Afterlippe. Obwohl ich seine Schicksale nur für die Vögel genauer kenne, stehe ich nicht an, darin eine wichtige Stilgemeinschaft der Krokodile, Vögel und Säugethiere zu erblicken, zumal die Formverwandtschaft dieser frühen Stadien der Vögel und Säuger außerordentlich groß ist (vgl. pag. 633 Fig. 6 und Taf. X Fig. 2). In beiden Fällen zeigt das Urodäum eine orale Hohlzone (u_1) und eine caudale Epithellamelle (u_2), in beiden Fällen münden die WOLFF'schen Gänge an der dorsalen Wand der Hohlzone und die solide Lamelle zieht längs des caudalen Abfalles gegen den Gipfel der oralen Afterlippe. (Die Bursa Fabricii (b) bleibt als besondere Stileigenthümlichkeit der Vögel beim Vergleich unbeachtet.)

Mit der Größenzunahme der sehr energisch wachsenden Afterlippe (vgl. Taf. X Fig. 2, 3, 4) dehnt sich der solide Uralfortsatz, so dass das Urodäum bald einen etwa dreieckigen Umriss zeigt (Taf. X Fig. 3) (der Scheitel des Dreieckes an der Darmmündung gedacht). RETTERER, TOURNEUX und KEIBEL haben das Gleiche gesehen.

Nachdem die Afterlippe entstanden ist, tritt das Urodäum mit der caudalen Fläche derselben von der Basis bis fast zum Gipfel in untrennbaren morphologischen Zusammenhang und bleibt diesen

Beziehungen auch treu, wie groß die Wachstumsenergie der Lippe selbst steigen, wie verschieden ihre spezifische Modellirung ausfallen mag. Also liegt das Urodäum jetzt einer verhältnismäßig langen Schmalzone des Ektoderms, nicht einem kreisförmigen Bezirke an (Taf. X Fig. 3, 4). Es ist weiter verständlich, dass sich das Urodäum, entsprechend der folgenden Vergrößerung der oralen Afterlippe, immer mehr in ventral abwärts geneigter Richtung ausdehnt und sich hauptsächlich ventral vom Enddarm entfaltet. Darin gipfelt der wesentliche Gegensatz zu den vorher beschriebenen Vorgängen bei Sauropsiden, wo das Urodäum, immer hinter dem Enddarm liegend, seine Differenzirungen caudal von ihm, theils nach der dorsalen (Bursa Fabricii, Analblasen), theils nach der ventralen Richtung (Uralrinne) entwickelte. Die bei Säugethieren ventral vom Enddarm, hauptsächlich in der oralen Afterlippe eintretende Entfaltung zeigt, dass hier die Modellirung des Urodäums einem ganz neuen, den Sauropsiden unbekannten Stilgesetze folgt. Während dieser Zeit wird das Lumen des Urodäums eben so wie bei den Vögeln durch starke Wucherung seines Entodermepithels, besonders an der Berührungsstelle mit dem Ektoderm der Afterlippe beschränkt.

Zugleich mit dem Wachsthum der Orallippe und der ventralen Verlängerung des Urodäums erfolgt die vollständige Abtrennung des Enddarmes (Taf. X Fig. 3). War das Rectum schon im Stadium der Figur 2 dem Ektoderm sehr nahe gerückt, dass es fast unabhängig von der ursprünglich aus seinem Epithel entstandenen Endkammer erschien, so löst es sich jetzt gänzlich von derselben und haftet von nun ab am Ektoderm der oralen Afterlippe. Für die weitere Gedankenentwicklung ist es wichtig, hervorzuheben, dass die Haftstelle des Enddarmes am caudalen Abfalle der Afterlippe etwas über deren Basis, d. h. über dem Niveau der ventralen Schwanzfläche erhöht liegt (Taf. X Fig. 3). Haftstelle des Enddarmes und die ventral ausgezogene Zone des Urodäums gehören also der gleichen Gegend, nämlich der caudalen Lippenfläche, an.

Der Vergleich der Fig. 1 und 2 auf Taf. X bestimmt mich, dafür zu plaidiren, dass die seit 70 Jahren herrschende Lehre RATHKE's von der Abspaltung des Enddarmes mittels zweier seitlich in das Urodäum einwachsender Falten endgültig aufgegeben werde, denn obwohl ich Zwischenstadien nicht gesehen habe, scheint es mir einfacher und den bisher beobachteten Thatfachen besser entsprechend, wenn man sagt, das Urodäum der Säugethiere tritt Anfangs in einer Form auf, welche den Vergleich mit anderen Amnioten ohne Wei-

teres gestattet (Taf. X Fig. 1). Aber bald erhält seine Gestalt eine neue Prägung (Taf. X Fig. 2), welche als Ausgangspunkt für die besondere Entwicklung nach dem speciellen Säugertypus dient. Die sackartige Form des Urodäums wird mit derjenigen eines im stumpfen Winkel gekrümmten, engen Hohlsllauches vertauscht, dessen caudale Zone eine solide Entodermplatte wuchern lässt. Mit dem Formwechsel ändert sich auch die topographische Beziehung zum Enddarm; derselbe mündet nicht mehr an der oralen, sondern an der dorsalen Wand des Urodäums, dorsal über der soliden Platte (Taf. X Fig. 2 u_2). In welcher Weise diese Veränderung anhebt und wie der in Fig. 2 abgebildete Zustand allmählich entsteht, kann ich mangels der verbindenden Stadien nicht angeben.

Da die Umbildung bei sehr kleinen Embryonen stattfindet, sind die seitlichen Trennungsfalten im Sinne RATHKE's gar nicht wahrzunehmen, auch ist die Differenzirung des Mesoderms jener Gegend noch nicht so weit gediehen, dass man mit Bestimmtheit die zur Darmwand gehörigen Schichten von den benachbarten Elementen scharf unterscheiden könnte. Ich bin daher geneigt, das Verdienst an der Gestaltsveränderung des Urodäums der eigenen morphogenetischen Wachstumsenergie seiner Entodermzellen zuzusprechen. Auch erscheint mir nach den Schnittbildern (Taf. X Fig. 1 und 2) die Meinung von TOURNEUX sehr plausibel, dass die Stelle der oralen Urodäumwand, welche im Längsschnitte (Fig. 1) zungenförmig zwischen dem Lumen des Enddarmes und des Allantoisstieles liegt, durch starkes Wachstum caudal ausgedehnt werde, bis der Zustand der Fig. 2 erreicht ist. Man darf nur nicht vergessen, der eben gesagte Satz bedeutet doch nichts Anderes als eine stilistische Fassung für die Erkenntnis von Ähnlichkeiten und Unterschieden zwischen den Fig. 1 und 2 der Taf. X. Niemand von uns hat bis heute den Abgliederungsvorgang wirklich gesehen. Aber bis die Beobachtung so vervollständigt wird, als es zum klaren Resultat wünschenswerth ist, will ich auf die Unsicherheit der RATHKE'schen Vorstellung, die man auch heute noch mit einem geschickten Aufwand von Dialektik vertheidigen kann, hinweisen und mich bloß an die Thatsachen halten. Diese lehren mir, dass der wesentliche Unterschied der Säugethiere gegenüber den Sauropsiden in einer neuen, jenen Gruppen durchaus unbekannten Form des embryonalen Urodäums liegt, die durch die schlauchartige Gestalt des Urodäums einerseits, durch die rein dorsale Einmündung des Enddarmes nahe dem Ektoderm andererseits ausgesprochen ist. Wenn der Enddarm

einmal dem Ektoderm so nahe geschoben ist, wie Fig. 2 zeigt, ist der weitere Schritt zur gänzlichen Loslösung nicht mehr schwer, denn indem die ekto-entodermale Zellschicht in der Gegend der Afteröffnung schwindet, ist die Ausgangspforte des Rectums geöffnet. Es dauert anscheinend einige Zeit, bis das Rectum endgültig vom Urodäum sich emancipirt. Denn man findet Embryonalstadien, auf welchen (Taf. X Fig. 3, 4) die ventrale Schicht des Darmentodermrohres und das dorsale Wandepithel des Urodäums an der Afterstelle noch zusammenhängen, so dass trotz der innigsten Anlagerung des Rectalendes an das Ektoderm die Höhle des Rectums und des Urodäums noch communiciren und gewissermaßen eine gemeinsame Ausgangsöffnung nahe der Schwanzwurzel besitzen. An etwas älteren Embryonen ist die Trennung vollzogen, wahrscheinlich weil durch lebhaftes Wachsthum einer basalen Zone der oralen Afterlippe ventral unter dem Rectalafter der größere, freie Abschnitt derselben sammt dem Urodäum weiter ventralwärts geschoben wird, während ein ganz kleiner Theil der Basis der Afterlippe sammt dem After an das Niveau des Schwanzes gefesselt bleibt, nur ganz unbedeutend dasselbe überragend. Damit ist der Damm durch Streckung des caudalen Feldes der Afterlippe angelegt.

Die summarische Schilderung des embryonalen Processes klingt ganz anders als die Beschreibungen, welche TOURNEUX, RETTERER und KEIBEL von den Vorgängen gaben, obwohl wir Alle dieselben Präparate studirt haben. Der Grund dafür liegt in meiner neuen Deutung der zwischen der entodermalen Kloake und dem Ektoderm des Genitalhöckers eingeschalteten, als Kloakenmembran bezeichneten Zellmasse. Die bisherigen Untersucher haben, beeinflusst durch das BORN'sche Referat (MERCKEL-BONNET, Ergebnisse, III. 1894), dieselbe im Einklange mit TOURNEUX als Derivat des äußeren Keimblattes betrachtet. Nur KEIBEL erklärte, der Beweis für diese Auffassung sei noch nicht geführt; die Frage, wie viel Ektoderm und wie viel Entoderm sich an dem Aufbau der Kloakenplatte betheiligt, müsse unentschieden bleiben. Ich dagegen bin durch das Studium vieler Schnittserien bestimmt worden, die Hauptmasse der Kloakenmembran oder Kloakenplatte als entodermale Zellen anzusehen, welche von einer einschichtigen Ektodermlage bedeckt sind. Darin bestärkte mich nicht bloß die Thatsache, dass man an vielen Schnitten die Grenze zwischen den Ektoderm- und Entodermzellen direkt wahrnehmen kann, sondern auch vergleichend-anatomische Erwägungen, denn ich habe bei Enten und Krokodilen festgestellt, dass das Uro-

däum die Neigung besitzt in der analen, direkt an das Ektoderm grenzenden Zone sein Wandepithel auf viele Schichten zu verstärken. Da die Lichtung der Darmkammer dadurch geschmälert, sogar ganz verdrängt wird, wie z. B. besonders auffällig bei den Vögeln, so dass das Urodäum fast ganz solid ist und Epithelplatten als Anlagen der Bursa Fabricii, sowie der Uralrinne hervortreibt, oder wie bei den Krokodilen, bei denen ein solider urodäaler Fortsatz in die orale Afterlippe reicht, so ist der Mangel des Lumens in der Kloakenplatte der Säuger vom stilistischen Standpunkte aus nicht mehr veränderlich. Jedenfalls bleibt es für die morphologische Analyse irrelevant, ob das Lumen im Endstück des späteren Sinus urogenitalis während einer frühen Embryonalperiode eng angelegt ist bzw. ganz fehlt. Ich glaube also, weil in mehreren Gruppen der Amnioten die Endzone des Urodäums zeitweilig eine mehrschichtige Epithelwand besitzt, ist man berechtigt, die Kloakenplatte im gleichen Sinne zu beurtheilen und sie, abgesehen von der einschichtigen Ektodermdecke als entodermales Produkt anzusehen. Ausdrücklich will ich jedoch hervorheben, diese Ansicht habe ich nicht an jedem einzelnen Schnitte mir selber erhärten können; es giebt immer Präparate, an welchen es unmöglich ist, die Grenze zwischen äußerem und innerem Keimblatte einwandfrei zu demonstrieren. Der Widerspruch gegen meine Behauptung müsste daher gerade gegen diesen Punkt erhoben werden. Über die Schwierigkeit mancher Einzelfälle habe ich mich leichter hinweggesetzt, weil ich besonders in späteren Stadien die Scheidung beider Keimblätter deutlich gewahrte. Auch leuchtet mir die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Kloakenplatte aus anderen vergleichend-morphologischen Gründen nicht recht ein. Bei den Sauropsiden hat sich nämlich gezeigt, dass das Ektoderm während der Modellirung der stilistisch wichtigen Hauptformen des Urodäums ganz unbetheiligt daliegt und sogar bei der Eröffnung des Afterloches eine mehr passive Rolle spielt. Ich konnte mich nun nicht davon überzeugen, als besitze es in der entsprechenden Bildungsperiode bei Säugethieren eine größere plastische Aktivität. Jedenfalls vertrete ich die These, das Ektoderm hat anfänglich sehr wenig mit der Gestaltung des Afters und der Urogenitalöffnung der Säugethiere zu thun; es ist nur in so fern betheiligt, als sich Enddarm und Urodäum an Stellen der äußeren Körperdecke öffnen wollen. Die bisher als Derivat des Ektoderms betrachtete Epithelmasse der Kloakenplatte aber ist entodermalen Ursprunges.

Urodäum und Euddarm weisen bei kleinen Säuger-Embryonen

frühzeitig die innigsten Beziehungen zur oralen Afterlippe auf, indem das caudale Blindende des Urodäums (u_2) an den caudalen Abfall der Afterlippe stößt (Taf. X Fig. 2). Die Berührungszone erstreckt sich vom Gipfel derselben nicht ganz bis zur Basis, wo eine ganz unbedeutend kleine, über das Schwanzniveau aufsteigende Zone frei bleibt. Dieselbe wird bei der stilistischen Beurtheilung gewürdigt werden. Wenn der Enddarm an der dorsalen Kante des Urodäums caudalwärts geschoben ist, markirt sein caudales Blindende die dorsale Niveaugrenze der Ausdehnung des Urodäums an der Afterlippe und lässt die Stelle auch fernerhin wiedererkennen. Nach Lösung des Enddarmes ragt der größere Theil des Urodäums allein in die Afterlippe bis fast zu deren ventralen Gipfel.

Nun kann man das Urodäum (Taf. X Fig. 3, 4, 5) als eine ungefähr in der Form des lateinischen Buchstaben **C** gekrümmte schlauchförmige Entodermanlage definiren, welche zum geringsten Theile, d. h. mit ihrem Allantoisende in der Leibeshöhle, zum größeren Theile im Kerne der Afterlippe liegt. An ihm sind zwei Abschnitte wohl zu unterscheiden: die mehr gerade, der Afterlippe zugehörige Ventralzone, künftighin als Uralstiel oder Uralrohr (u_2 oder r) bezeichnet, und der dorsale, stärker gekrümmte, in die Allantois übergehende Theil mit der Mündung der WOLFF'schen, MÜLLER'schen Gänge und Ureteren — ich will ihn kurz den Uralsinus (u_1) nennen.

Da es mir eben so wenig wie anderen Forschern gelungen ist, eine scharfe Grenze gegen die Allantois bezw. Harnblase zu finden, so betrachte ich einstweilen die Mündung der Urogenitalgänge als eine feste, jederzeit vorhandene Grenzmarke für die orale Ausdehnung des Uralsinus bezw. des Urodäums, die durch eine in das Lumen gerichtete Vorwölbung der Wand, Colliculus urogenitalis (gleichbedeutend mit MÜLLER'scher Hügel) auffällt.

Das Urodäum der Säugethiere neigt nicht zu besonderer Raum-entfaltung im schroffen Gegensatz z. B. zu der Regel bei Vögeln; nachdem der Enddarm von ihm getrennt ist, beharrt es immer in der Form eines mehr oder weniger cylindrischen Schlauches, wobei freilich zu berücksichtigen bleibt, dass dessen Lumen im weiblichen Geschlechte weiter ist, als bei den Männchen. Wichtige stilistische Veränderungen erfolgen an beiden Enden des Urodäums. Am oralen Ende trennen sich die aus den WOLFF'schen Gängen sprossenden Ureteren von ihrem Mutterboden und schieben ihre Mündung durch energisches Wachsthum der urodäalen Wand vom Colliculus urogenitalis oralwärts, dass sie späterhin in die Höhle der Harnblase schauen.

Ihre genetische Beziehung zu dem Mündungshügel der WOLFF-MÜLLER'schen Gänge bleibt, wie GEGENBAUR und Andere hervorgehoben haben, während des ganzen Lebens kenntlich durch die specifischen Formzüge des zwischen Harnleitermündung und Colliculus urogenitalis eingeschobenen Kanalabschnittes, weil bei dieser Verschiebung der Colliculus urogenitalis sich zu einer mehr oder minder langen, oralwärts gerichteten Leiste, der Crista urethralis auszieht. Wenn die beiden, ursprünglich dicht neben der Medianebene, d. h. neben der Crista liegenden Uretermündungen später lateralwärts rücken, schwindet die Beziehung zum Colliculus urogenitalis bzw. zur Crista urethralis nicht, sondern bleibt durch zwei von ihr gegen das rechte und linke Orificium uretris divergirende Falten ausgesprochen, welche das Trigonum vesicae sive Lieutaudi begrenzen. Man kann also jederzeit die orale Grenze des Urodäums in der queren Verbindungslinie der beiden Ureteröffnungen an der Blasenwand, d. i. an der Basis des Trigonum, erkennen. Trigonum Lieutaudi, Crista urethralis, Colliculus seminalis s. Caput gallinaginis sind längst eingeführte Namen für die aus dem Urogenitalhügel entstandenen morphologischen Sonderprodukte an der oralen Grenze des Urodäums.

Da das Schicksal des Uralrohres innig mit den Veränderungen der oralen Afterlippe verknüpft ist, müssen diese vorher betrachtet werden. Die orale Afterlippe der Säugethiere erleidet während der Embryonalzeit eine stilistische Weiterbildung, welche gar kein Homologon bei den Sauropsiden kennt; sie wird nämlich in oraler Richtung, d. h. nabelwärts gedehnt, so dass ihr Gipfel immer weiter vom Kothafter entfernt wird. Die Fig. 2, 3, 4 auf Taf. X erhellen das enorme Längenwachsthum der Lippe ohne weitere Worte. Das gerade Gegentheil hat bei den Sauropsiden statt, denn wenn in diesem Stilkreise die Lippen des Afterfeldes wuchern, so entstehen vorspringende Wülste, die das Afterfeld einrahmen und sich bei Vögeln als hohe Afterpapille erheben. Die Säugethiere verwenden nur die orale Lippe und erzeugen durch deren Streckung ein neues morphogenetisches Resultat, weil die schmal gezogene Lippe immer mehr in die gekrümmte Fläche der ventralen Rumpfwand hineingedrückt wird, oder mit anderen Worten, weil jene bei älteren Embryonen allmählich in die Bauchwand verstreicht, dass nur in seltenen Fällen der embryonale Charakter des Lippenvorsprunghes auch am geschlechtsreifen Individuum gewahrt bleibt. Während dieses Processes entsteht nahe der Lippenbasis, und zwar um den Kothafter,

ein kleines, vertikal gegen die ventrale Schwanzfläche gerichtetes Rundfeld, welches ich das Kothafterplateau nennen will. Es erhebt sich später meist in Gestalt eines den Kothafter umspannenden Ringwalles, dessen mesodermaler Kern als Schließmuskel, Sphincter ani entwickelt wird. Der ventral daran stoßende Theil der Afterlippe, das caudale Lippenfeld (Taf. X Fig. 6 *cf*), verliert sich in die Bauchwand und wird immer mehr unkenntlich, weil der umbilicale Abfall der Afterlippe (*uf*) nicht so steil bleibt, wie Fig. 3, 4 auf Taf. X zeigt und ebenfalls durch Streckung allmählich in das Niveau der Bauchwand hinter dem Nabel eingefügt wird. Während also die Afterlippe Anfangs als ein lateral etwas abgeflachter, kegelförmiger Zapfen über der Ventralebene vorsprang, wird sie später zugleich mit der Längsstreckung in die gewölbte Bauchhaut eingeglättet (Fig. 5, 6).

Das Uralrohr theilt das Schicksal der Afterlippe in so fern, als es gleich derselben gestreckt wird, jedoch nicht in gleich starkem Maße. Denn obwohl das Uralrohr auf jungen Stadien (Taf. X Fig. 2, 3, 4) bis zur Spitze der Afterlippe hinabsteigt, dem Ektoderm des caudalen Lippenfeldes immer dicht angenähert, hält es später mit der weiteren Verlängerung der Afterlippe nicht mehr gleichen Schritt. Es bleibt daher in vielen Fällen unter dem vorwärts strebenden Gipfel zurück. Wenn dann das ventrale Blindende des Uralrohres an dem Ektoderm der Lippe durchbricht, so entsteht damit nicht nur eine stilistisch neue Öffnung, *Orificium urethrae*, synonym dem *Orificium externum Canalis urogenitalis* der menschlichen Anatomie, sondern diese wird auch vom konischen Gipfel der Afterlippe gleich einem kurzen und etwas caudal gekrümmten Finger überragt (Taf. X Fig. 5). Das Stilgesetz, dass die Mündung des Urodäums etwas dorsal über dem Rande der oralen Afterlippe liegt, bleibt also auch unter den neuen Verhältnissen gewahrt. Im Mesoderm, an der oralen Wand des Uralrohres differenzirt sich gleichzeitig das lange cylindrische *Corpus fibrosum* (*k*).

Aus dem Gipfel der Afterlippe entsteht allmählich als neue Differenzirung das eigentliche Kopulationsglied (im morphologischen Sinne), der Phallus, als eben so unscheinbares Gebilde wie bei den Sauropsiden. Mangels vergleichend-morphogenetischer Studien hat man bisher den Phallus der Säugethiere verkannt und ihn mit einem falschen Namen, nämlich *Glans penis*, belegt. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass die *Glans* der wahre Phallus der Säugethiere und durchaus homolog dem Phallus der Vögel ist, weil in beiden Fällen eine Differenzirung am Gipfel der oralen Afterlippe

den Ausgangspunkt eigenartiger Sonderung darstellt. Das ist ganz klar bei den Vögeln, wo die orale Afterlippe an der Bildungsstätte stehen bleibt und der Phallus immer als Anhang der Afterpapille erscheint. Die Verhältnisse bei Säugethieren stimmen damit überein, wenn man nur im Auge behält, dass die orale Afterlippe nabelwärts gestreckt wird und dass dabei die dem Kothafter benachbarte Zone ihres caudalen Lippenfeldes in das Niveau der Bauchwand verstreicht, während der umbilicale Abfall noch längere Zeit sehr deutlich bleibt. Darum ragt in späteren Stadien männlicher Embryonen die umbilicale Hälfte der Afterlippe wie ein Schmalhöcker über die ventrale Haut des Rumpfes und ist vom Kothafter mehr oder weniger weit entfernt. Der Gipfel der in Folge der Streckung ungefähr zur Hälfte ausgeglätteten Afterlippe springt als fingerförmiger Fortsatz über das Orificium urethrae vor und ist nach Maßgabe der bei der Ente konstatirten Thatfachen als Phalluszapfen anzusprechen (Taf. X Fig. 6 p). Wie nun der Vogelphallus durch das Vorwachsen der basalen Ringzone der Afterlippenpapille dem Anblick eines die Aftergegend musternden Beschauers allmählich entzogen wird, so verbirgt sich auch der Phalluszapfen in der Tiefe einer neu entstehenden Hauttasche, nämlich im Vorhautsacke (Fig. 6 v), dessen Wand ihn als Praeputium umschließt.

Der Phallus entfaltet sich selten zu bedeutender Größe, meist bleibt er ein kleiner konischer Zapfen. Die Präputialtasche dagegen wächst bei vielen Säugern, besonders den Hufthieren, zu bedeutender Größe heran. Die Afterlippe selbst verstreicht in den meisten Fällen so sehr in die Bauchhaut, dass man ihre Gipfelstelle später bloß noch an der Eingangsöffnung des Vorhautsackes oder, wie die Veterinäranatomen sagen, an der »Mündung des Schlauches« erkennt.

Wenn der Phallus abgegrenzt ist, endet die stilistisch wichtige Plastik an der Afterlippe, so weit sie für unsere Untersuchung bedeutsam ist. Die weiteren Umbildungen jedoch führen fast in jeder größeren Ordnung der Säugethiere zu unerwarteten und höchst interessanten Resultaten. Da sie nach den älteren anatomischen Beschreibungen nicht verständlich sind, erheischen sie ausführlichere Darstellung. Ich habe einen meiner Schüler aufgefordert, die Aufgabe zu lösen und zugleich die Modifikationen der morphogenetischen Vorgänge beim weiblichen Geschlechte zu klären. Jetzt begnüge ich mich mit der Feststellung, dass die morphologische Analyse den alt-hergebrachten Begriff des Penis nicht mehr gebrauchen kann; denn derselbe hat nur topographischen Sinn und umfasst mehrere, ganz verschiedenem Boden entwachsene Organe: 1) den vom Gipfel der

oralen Afterlippe stammenden Phallus nebst Vorhaut, 2) das Uralrohr des Urodäums, 3) das aus dem Mesoderm der Afterlippe gebildete Corpus fibrosum, welche topographisch benachbart zu einer gemeinsamen physiologischen Leistung beim Begattungsakte und bei der Harnentleerung verwendet werden. Eine falsche Gewohnheit hat uns bisher bestimmt, die Nomenklatur auf den funktionellen Werth des äußeren Urogenitalapparates zu stützen; die morphologische Analyse deckte den Fehler auf und empfiehlt eine Revision der lange gebrauchten Termini. Da bei den meisten Säugethieren die Afterlippe ganz verstreicht und das Uralrohr seinen Verlauf unter der Haut äußerlich nicht merken lässt, so ist für die größte Mehrzahl der Fälle der Ausdruck Penis überhaupt nicht empfehlenswerth. Für die Affen und den Menschen lässt sich sein Gebrauch eher rechtfertigen, um den sonderbaren Zustand eines Penis pendulus zu bezeichnen, der durch die Persistenz der zapfenförmig erhöhten Afterlippe während des ganzen individuellen Lebens geschaffen ist.

V.

Die Stilistik des Urodäum und Phallus bei den Amnioten.

Nach der Beschreibung der speciellen Thatsachen erübrigt die Darlegung des allgemeinen Stilcharakters der verglichenen Organe. Dadurch, dass ich den Begriff des Urodäums im morphogenetischen Sinne definirte, ist es möglich geworden, das Auftreten der erweiterten Endkammer des blindgeschlossenen Entodermrohres und ihre Modifikation bei den Embryonen der Eidechsen, Schlangen, Schildkröten, Vögel und Säugethiere nach einem einheitlichen Gesichtspunkte zu beurtheilen. Die topographischen Grenzen derselben sind gegeben: caudal durch das Ektoderm des Afterfeldes, oral durch die Einmündung des cylindrischen Enddarmes und die Allantois, außerdem liegen nahe dem oralen Ende an der dorsalen Wand die Öffnungen der Urogenitalgänge: der WOLFF'schen, MÜLLER'schen Gänge und der Ureteren. Obwohl die Merkmale nicht zahlreich sind, genügen sie, um die Ausdehnung des Urodäums festzustellen und auch in den Fällen, wo eine hochgradige Umbildung stattfindet, seine Grenzen am erwachsenen Individuum zu erkennen.

Die Weite und Länge des Urodäums, die Lage der Darmmündung, die spezifische Modellirung seiner Wand, die Bildung von seitlichen Taschen, der gekrümmte oder gerade Verlauf der ganzen Kammer unterliegt keiner generellen Regel und ist besonderer Stilistik

innerhalb der einzelnen Gruppen freigegeben. Immer treten Formenzüge von so spezifischer Eigenart und in spezifischer Kombination auf, dass man die stilistischen Untergruppen leicht umgrenzen kann.

Bei den Reptilien steht das Urodäum stets hinter dem Enddarme als verhältnismäßig weiter und langgestreckter Sack mit paarigen Urogenitaltaschen, welche an der dorsalen Wand bei Eidechsen und Schlangen liegen. Vor dem Urodäum kommt durch Aufblähung eines cylindrischen Darmabschnittes das Koprodäum zu Stande, das Urodäum zerfällt in einen ovalen blasenförmigen Abschnitt, die »Kammer« und einen caudalen »Stiel«.

Bei den Schildkröten ist die orale Zone hinter Allantoisstiel und Enddarm niedrig und die anale Zone ungeheuer erweitert. Als Formbesonderheit des langen Urodäums kommen zwei, eine mediane Schmalrinne und laterale Seitennischen abgrenzende »typische Längsfalten« hinzu, sowie die paarigen Analsäcke als orale Auswüchse der sekundären Seitennischen in der Analzone. Die Bildung des Koprodäums unterbleibt und die Urogenitaltaschen hängen ventral am Urodäum.

Das Urodäum der Vögel wird nicht in der Längsachse gestreckt, sondern durch Vergrößerung der transversalen und medialen Durchmesser erweitert. Es gewinnt also die uns von den Eidechsen und Schlangen her vertraute Bildung einer urodäalen »Kammer« noch größere Bedeutung, während der dem »Stiele« vergleichbare solide Abschnitt (pag. 633 Fig. 6 u₂) an der oralen Wand der Aftertasche sehr kurz ist. In gleicher Weise wird auch das oralwärts vorliegende Koprodäum mächtig aufgebläht. Die bei den Eidechsen beobachtete Einsenkung der oralen Wand des Urodäums wird hier zum Extrem geführt, indem der an dieser Wand liegende Mund des Koprodäums dem hinteren Ausgange genähert wird, dadurch, dass sich die orale Urodäumwand napfförmig einsenkt. Sie rückt der soliden Stielplatte so dicht an, dass nur ein schmaler, halbkugelig gewölbter Spaltraum zwischen der oralen und analen Urodäumwand bleibt — ein scharfer Kontrast zu der bedeutenden Längenausdehnung des Urodäums bei den Reptilien überhaupt. Vor dem Verlassen der Eischale schwindet die orale Wand, dann fließen Koprodäum und Urodäum zu einer großen Kammer, dem Diplodäum zusammen, für welches kein Homologon unter den Amnioten existiert.

Das Urodäum der Säugethiere zeigt nur in der frühesten Anlage die typische Form. Bald erscheinen wesentliche Unterschiede gegenüber den Sauropsiden durch die dorsale Mündung des End-

darmes, die von der oralen Wand auf die Dorsalwand und überdies caudal, hinter die Mündung der Urogenitalgänge verschoben wird. Dann emancipirt sich das Urodäum vollständig vom Enddarm und der letztere erhält als ganz neuen Stilcharakter eine unabhängige Ausgangspforte, den »Kothafter« an der Basis der analen Afterlippe, das Urodäum aber liegt getrennt, ventral unter dem Enddarme; ihm ist die bei Sauropsiden so sehr verbreitete Tendenz zur Erweiterung des Lumens unbekannt, welche dort zur Bildung der »Kammer«, der Analsäcke, der Bursa Fabricii führt, und es bewahrt jederzeit die Gestalt eines engen Cylinderschlauches, welcher von dem Allantoisstiell caudalwärts eine Strecke weit parallel dem Rectum zieht, von der Symphyse ventralwärts abgebogen in die orale Afterlippe eindringt, um nahe deren Gipfel eine stilistisch neue Öffnung am Ektoderm der Haut zu finden. Denn zugleich mit der Abtrennung des Enddarmes hat das Urodäum seine bei den Sauropsiden durchgehends bestehende Verbindung mit dem ektodermalen Afterfelde, an der Basis der oralen Afterlippe verloren.

Dem Urodäum fehlen ferner die paarigen Urogenitaltaschen; die Mündungen der Urogenitalgänge liegen der Medianebene stark genähert auf einem kleinen Hügel, Colliculus urogenitalis der oro-dorsalen Wand. Doch dauert der Zustand nicht. Die Ureteren trennen sich von der Nachbarschaft der Genitalkanäle (WOLFF'sche und MÜLLER'sche Gänge) und wandern mit einem kleinen Theil des Colliculus urogenitalis oralwärts. Ihre genetische Beziehung zum Mutterboden ist zeitlebens durch die Crista urethralis und das Trigonum vesicae s. Lieutaudi ausgesprochen. Als vordere Grenze des Urodäums kann die Basis des Trigonum gelten. Von hier zieht ein gerader Abschnitt bis zur Symphyse, um dort ventralwärts abzubiegen. Er ist bisher als Sinus urogenitalis bezeichnet worden. Jetzt dürfte der Name Sinus des Urodäum oder kurzweg Uralsinus angemessen sein; man hat darunter die Strecke zu verstehen, welche in der menschlichen Anatomie die Sondernamen: Trigonum Lieutaudi, Blasenmund, Pars prostatica, Pars membranacea s. Isthmus Canalis urogenitalis führt. Der an der Symphyse nabelwärts abbiegende und zum Gipfel der oralen Afterlippe reichende Theil des Urodäum, das Uralrohr, ist synonym mit Pars cavernosa canalis urogenitalis oder Samenröhre (Boas). Seiner dorsalen Wand gesellt sich das mesodermale Corpus cavernosum s. spongiosum.

Die Afterstelle der Amnioten ist durch besondere Differenzirungen der Haut gekennzeichnet. Zu ihrem Verständnisse muss

man überlegen, dass der After einer Region zugehört, wo der Körper Verschmälerung seines Durchmessers und Abnahme seines Umfanges erfährt. Denn Rumpf und Schwanz unterscheiden sich durch ihre Dicke. Für die stilistische Beurtheilung ist die Art und Weise wichtig, wie die Vermittelung zwischen dem voluminösen Rumpfe und dem mageren Schwanze geschieht. Dafür müssen Rücken- und Bauchseite gesondert betrachtet werden. Während z. B. bei einer Eidechse die dorsale Rückenlinie ungefähr von der Mitte der Brust sanft in den Schwanz abfällt, in ihrem Verlaufe keine eigentliche Grenze markirend, ist an der Bauchseite die Grenze scharf betont, denn wenn man das stehende Thier von der Seite betrachtet, sieht man die ventrale Körperwand in einem zwar kurzen, jedoch energischen Rucke zu der in etwas höherem Niveau liegenden Ventralfläche des Schwanzes emporsteigen. Dadurch wird ein schräg vom Schwanz zu der ventralen Bauchwand abfallendes After- oder Afterfeld gebildet, das die Stätte des künftigen Afterdurchbruches bezeichnet, weil es das Blindende des Urodäums überdeckt. Der Vorderrand des Afterfeldes wird durch einen Wulst verstärkt, den man oralen Afterwulst oder Angesichts der Fälle, da er dicker wird, orale Afterlippe nennen kann. Sie erweist sich der Rumpfreion zugehörig, weil bei den Schildkröten die Peritonealkanäle, d. h. schmale Fortsätze des Cöloms, bis zu dieser Stelle reichen. Wenn nur leiser Gegensatz zwischen Rumpf und Schwanz besteht, so ist der Afterwulst niedrig, z. B. bei Eidechsen und Schlangen; eine mächtige Afterlippe zeichnet solche Gruppen aus, bei denen der Schwanz fast fehlt (Vögel) oder im schreienden Kontraste zum Rumpfdurchmesser steht (Säuger). Der Durchbruch des Urodäums erfolgt bei den Reptilien am gesammten Afterfelde, ohne dass dasselbe vorher grubenartig eingesenkt würde. Also ist man eigentlich nicht berechtigt, von einer Aftergrube der Amnioten zu sprechen, wenn damit ein früher Embryonalzustand bezeichnet werden soll. Denn so weit meine Beobachtungen reichen, habe ich bei einzelnen Arten aller Amniotengruppen beobachtet, dass das Ektoderm des Afterfeldrandes von jungen Embryonen den Rand der urodäalen Öffnung einfach begrenzt und sich kaum einige Zelldicken weit in den Afterrand hineinschlägt. Später freilich erscheint die Grenzstelle zwischen Ektoderm und Entoderm etwas tiefer versenkt, weil die Lippen des Afterfeldes sich über sie in distaler Wachstumsrichtung erheben und vor dem Munde des Urodäums einen mehr oder weniger cylindrischen Vorraum schaffen, das Proktodäum im Sinne GADOW's. Dasselbe kann als ektoder-

male Aftertasche ohne Boden gelten. Wollte man so pedantisch sein, die beiden Öffnungen scharf zu unterscheiden, so ließe sich von einem Urostoma, d. i. die kreisförmige Grenzlinie zwischen Entoderm und Ektoderm, und einem Proktostoma, d. i. das äußere von den Afterlippen umfasste Afterloch, sprechen. Im Interesse der Deutlichkeit will ich mich für kurze Zeit dieser Ausdrücke bedienen.

Das aus dem Afterfelde entstehende Proktodäum ist bei Eidechsen und Schlangen immer kurz. Es steht wie ein ganz niedriger cylindrischer Abschnitt hinter dem Caudalende des Urodäums. Anscheinend mit dem Alter der Thiere nimmt es durch Wachsthum der Lippen etwas an Größe zu, so dass das Urostoma weiter vom Proktostoma entfernt wird, besonders bei den Schildkröten. Bei den Vögeln erheben sich Lippen um das ganze Afterfeld in ungleichem Rhythmus, indem zuerst die orale Zone als mächtige Lippe imponirt, die caudale, später erhobene Randzone langsam mit der oralen zur Afterpapille verschmilzt und endlich der Grund derselben als basaler Ringwulst vorwuchert. Dadurch wird das Afterfeld von der Oberfläche des Embryonalkörpers in die Tiefe gelagert und gewinnt die Form einer zwischen dem Lippenringwulst eingesenkten, transversal breiten Aftertasche.

Die neuen Stilvarianten der Säugethiere hängen direkt mit der Umbildung des Urodäums zusammen. Dasselbe tritt seine typische Öffnung auf dem Ektoderm des Afterfeldes, bezw. an der Basis der oralen Afterlippe dem Enddarme ab, welcher vorher seine typische Mündung, d. h. jenes Loch der oralen Urodäumwand, wo er bezw. sein als Koprodäum bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln erweiterter Abschnitt — man könnte die Stelle das Koprostoma nennen — in das Urodäum übergeht, caudalwärts längs der dorsalen Wand des Urodäums in die nächste Nähe des Afterfeldes schiebt.

Allen Amnioten-Embryonen ist der weite Abstand zwischen Koprostoma und Urostoma gemeinsam. Bei den Reptilien dauert das Verhältnis in verstärktem Grade während des individuellen Lebens. Die bei Vögeln hervortretende Neigung, durch die Einbuchtung der oralen Wand des Urodäums das Koprostoma nahe an das Urostoma zu schieben, verstärkt sich im Säugethierkreise und führt, jedoch in anderer Formrichtung, dazu, dass das Koprostoma an das Ektoderm in der basalen Zone der mächtigen Afterlippe gelangt und, indem es dort durchbricht, sich vom Urodäum gänzlich sondert. Wie Fig. 3, 4 der Taf. X zeigt, hängt bei jungen Embryonen das Urodäum kurze Zeit mit dem Afterfelde noch zusammen, aber die Verbindung verodet

rasch. Dann sitzt das Koprostoma des Rectum gerade an der Stelle, welche bei Sauropsiden dem Urostoma zukommt. Die Homologie ist durch Vergleich junger Vogel- und Säuger-Embryonen ohne Weiteres zu beweisen, weil bei den Vögeln das Urodäum an der Basis der oralen Afterlippe in das Proktodäum durchbricht, der Kothafter der Säuger an der gleichen Stelle der Afterlippe, d. h. ein klein wenig über deren Basis, erhöht liegt.

Später erhebt sich ein den Kothafter umsäumender, ringförmiger Abschnitt der Lippenbasis als kurzer cylindrischer Ringwall, innen und außen mit Ektoderm bekleidet, um sich als Hautmantel des Sphincter ani zu entwickeln. Das Urodäum hat unterdessen in die orale Afterlippe als stilistisch neues Produkt das Uralrohr entsendet, und nahe dem Lippengipfel eine neue Öffnung, Orificium urethrac sive Orificium externum canalis urogenitalis gewonnen. Für beide liegt nur bei Vögeln in der Uralrinne und deren Ende an der Spitze des spiralig gedrehten Phallus ein Homologon vor.

Die summarische Übersicht erhellt, dass das Afterfeld aller Amnioten als Anlagerungsstätte des Urodäums denselben stilistischen Werth besitzt und seine homologe Lage in allen Fällen behauptet, während der physiologische Charakter der an ihm befindlichen Darmöffnung wechselt. Bei Sauropsiden ist sie rein kloakal eine Pforte für Koth, Harn- und Genitalzellen, bei Säugern wird sie nur als Fäkalpassage verwendet.

Alle wichtigen stilistischen Veränderungen sind auf die morphogenetische Eigenschaft der Afterlippen zurückzuführen. Die Sauropsiden übertreffen die Säuger an Wachsthumsumenergie der gesamten Afterlippen; dadurch erhalten sie einen ansehnlichen proktodäalen Abschnitt am Darmende, in dessen Tiefe das Urostoma liegt, am tiefsten bei Vögeln, weil der basale Ringwulst weit herauswuchert. Die Säuger dagegen zeigen einen ganz anderen Stil der Lippenplastik; sobald das Urodäum vom Afterfelde gelöst ist, strebt dieselbe nur die Modellirung der Gipfelregion an und vernachlässigt die Gegend des Kothafters. Die basale Zone der Afterlippe wird zum After- und Dammplateau, das der Schwanzwurzel benachbart bleibt, während der Gipfel der Afterlippe sammt Phallus mehr oder weniger weit nabelwärts verschoben wird.

Die vorliegenden Studien zeigen, wie falsch es war, die beim Menschen beobachteten Eigenschaften des Penis mit ungeprüfter Generalisation bei sämtlichen Amnioten wieder zu suchen, und man darf jetzt die bisher gültige Meinung, dass die Kopulationsorgane

der Amnioten an der ventralen Kloakenwand entstünden, als widerlegt betrachten. Der Phallus erwächst in allen genau geprüften Fällen aus der oralen Afterlippe, jedoch auf so verschiedene Weise, dass für die Phallusformen der Eidechsen, Schlangen, Schildkröten, Vögel und Säugethiere nur der Ort ihrer Entstehung und der funktionelle Werth für die Begattung als gemeinsam gelten kann. Der Phallus stellt immer nur einen ganz kleinen Theil der oralen Afterlippe dar und bleibt meist in kleinen Dimensionen beschränkt. Wo das physiologische Bedürfnis größere Entfaltung des Kopulationsgliedes erheischt, kommen Hilfsbildungen hinzu, wie der Blindschlauch der Vögel, die Vorhauttasche der Säuger, selten wird die Afterlippe selbst erhoben. Die genetischen Vorgänge erhärten, dass nur einige Säuger den Penis im landläufigen Sinne besitzen; die Sauropsiden ermangeln eines damit völlig homologen Organs, d. h. mit anderen Worten: Nur der als Glans unterschiedene Abschnitt des Begattungsorgans der Säugethiere ist sämmtlichen Amnioten gemeinsam. Er entspricht dem wirklichen Phallus, welcher trotz der außerordentlichen Mannigfaltigkeit seiner äußeren Form sicher durch die Entstehung an der oralen Afterlippe zu identificiren ist, obgleich die Lippenstelle, welcher er entsprosst, nach den systematischen Gruppen verschieden ist, und obgleich in jeder derselben der Phallus zu auffallend diskrepanter Endform modellirt wird.

In Gestalt paariger Lateralzapfen tritt der Phallus am Seitenrande der niedrigen oralen Afterlippe einzig bei Eidechsen und Schlangen auf. Ich halte diesen Zustand für die Vergleichung wichtiger als die Schlauchform der Ruhelage, welche JOH. MÜLLER und alle nachfolgenden Forscher so ausschließlich betrachtet haben, dass sie immer nur von dem »eingestülpten und bei der Begattung sich umstülpenden Rohre« sprachen (vgl. pag. 569).

An der Basis der oralen großen Afterlippe, dicht unter dem Urostoma (und vielleicht als paarige, einander sehr nahe gerückte Höckerchen) erscheint der Phallus der Schildkröten. Wenn sich die symmetrische Anlage bestätigen sollte, wäre eine schöne Stilverwandtschaft der Eidechsen und Schlangen mit den Schildkröten gegeben, welche ohnehin in der Versenkung des Phallus in das Proktodäum bezw. die Einstülpung des Phallus zu beiden Seiten des Proktodäums erkennbar ist.

Der Phallus der Vögel und Säugethiere wird aus dem Gipfel der oralen Afterlippe heraus modellirt, durch einfache Verlängerung desselben bei den Vögeln oder durch Abgrenzung der Gipfelzone

mittels der Vorhaut bei Säugern, welche theils als Wulst der Phallusbasis entsteht und den Phallus überwächst, theils durch eine hufeisenförmig eingesenkte Ektodermwucherung vom Gipfel als periphere Phallushülle abgetrennt wird.

Die Basis des Phallus ruht am Urostoma, dem Mundrande des Urodäums bei Eidechsen, Schlangen, Schildkröten. Nähere Beziehungen zur Endkammer des Darmes werden bei Krokodilen, Vögeln und Säugern beobachtet, weil ein Ausläufer des Urodäums in die orale Afterlippe eindringt. Er öffnet sich als Uralrinne am Phallus der Vögel, erleidet mit diesem die spiralige Drehung und lässt an seinem Gipfelende den umstülpbaren Blindschlauch knospen. Der Ausläufer wird zum geschlossenen Kanale, dem Uralrohre bei Säugern, und mündet nahe dem Gipfel der oralen Afterlippe, etwas dorsal vom Phallus, da der Enddarm allein nahe der Lippenbasis im Kothafter endet. Der Kothafter ist durchaus homolog dem in die Aftertasche führenden Urostoma der Vögel. Dasselbe wird also bei den Säugethieren ausschließlich dem Enddarme zugewiesen, während das Urodäum, unabhängig längs der caudalen Fläche der oralen Afterlippe, zu deren Gipfel zieht, um dort eine stilistisch neue Öffnung zu erhalten. Bei den Vögeln ist die Uralrinne innig mit dem Ektodermepithel der Afterlippe verbunden. Bei den Säugern gilt von allem Anfange scharfe Scheidung des Uralrohres und der Lippenfläche als Regel.

Der Irrthum der Auffassung von JOH. MÜLLER lag also darin, dass er eine am Begattungsgliede aller Amnioten vorkommende Rinne durchweg als gespaltenes Corpus cavernosum urethrae deutete, obwohl die Thatsachen uns nur die Homologie zwischen der Uralrinne der Vögel und dem cavernösen Theil der Harnröhre bei Säugern zu behaupten erlauben, weil beide Organe aus dem Uralfortsatze des Urodäums entstehen. Die Samenrinne der Schildkröte besitzt einen ganz anderen Stilwerth, denn sie entsteht durch Faltung der urodäalen Ventralwand. Noch weniger ist die Rinne des Phallus bei Eidechsen und Schlangen homolog.

Die Stilistik der Amnioten offenbart das schamhafte Bestreben, den Phallus von der Oberfläche des Körpers zu entfernen und in einer Höhle zu verstecken, aus welcher er erst beim Begattungsakte heraustreten soll. Für die Sauropsiden gilt die durchgängige Regel, ihn in das Proktodäum zu versenken. Das wird auf verschiedene Weise erreicht. Die paarigen Phalluszapfen der Eidechsen und Schlangen werden eingestülpt und als Hohlschläuche hinter den

seitlichen Afterrand unter die Schwanzhaut geborgen. Durch Wucherung der vorderen Afterlippe verschwindet der Phallus bei Schildkröten und wahrscheinlich auch bei Krokodilen. Der basale Afterwulst verhüllt den aus Raumersparnis spiralig zusammengeschobenen Phallus der Vögel. Die Abtrennung des Kothafters verbietet es den Säugethieren, den Phallus in das Proktodäum zu stecken. Darum entsteht gleichsam als nothwendige Stilerneuerung die Präputialgrube am Gipfel der Afterlippe für den gleichen physiologischen Bedarf, als Ruhestätte des Phallus während der geschlechtlichen Pausen.

Die Präputialtasche bildet den Ausgangspunkt neuer Plastik, welche mit einer neuen physiologischen Leistung verknüpft ist. Sie gipfelt bei vielen Säugerarten darin, dass die Vorhauttasche durch die bei der Begattung erfolgende Verschiebung des Phallus ausgestülpt wird und zur Verlängerung des Gliedes dient. Am ausgesprochensten ist dies der Fall bei Huf- und Raubthieren, wo die Mündung der Tasche nabelwärts geschoben ist und eine enorme Tiefe erreicht, während die Afterlippe ganz in die Bauchfläche verstreicht. Anders verhalten sich die Affen und besonders der Mensch, dessen Afterlippe als cylindrischer Peniszapfen über die Bauchwand herabwächst und den Phallus sammt Präputialtasche in ein tiefes, ventrales Niveau hängen macht.

Um den kleinen Phallus beim Begattungsakte aus seinem Verstecke herauszuschieben, sind verschiedenartige Einrichtungen getroffen, welche durch die als Schwellgewebe bekannte Modifikation des mesodermalen Bindegewebes und seiner Blutgefäße charakterisirt werden. Diffuses Schwellgewebe liegt in der Wand der Phallusschläuche bei Eidechsen und Schlangen, ein starkes Corpus fibrosum an der ventralen Wand des Urodäums oral vor dem Phallus bei Schildkröten. Die Säuger erhalten einen langen cylindrischen Strang als Corpus fibrosum an der oralen Wand des Uralrohres, welcher oft bis in den kleinen Phallus hineinreicht und sich bei der Schwellung so sehr verlängert, dass er die ganze Vorhauttasche auszustülpen vermag.

Zum Schlusse will ich darauf hinweisen, welch klägliche Aussicht meine Studien für phylogenetische Spekulationen eröffnen. Ich konnte wohl einheitliche Gesichtspunkte für die morphologische Beurtheilung der Organe in der Aftergegend auffinden, aber gerade die eingehende Analyse der Ähnlichkeiten deckte so viele wesentliche Stilverschiedenheiten auf, dass meines Erachtens die stammes-

geschichtliche Ableitung der Einrichtungen bei Säugethieren von niederen Amnioten gar nicht mehr ventilirt werden kann, will man sich dabei nicht auf dürrer Heide verirren.

Litteraturverzeichnis.

Bei BORN in MERKEL-BONNET, Ergebnisse. III. 1894, und bei KEIBEL, Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Gemeinsame Bezeichnungen.

<i>a</i> Allantoisstiel,	<i>p</i> Phallus,
<i>c</i> Symphyse,	<i>r</i> Uralrohr,
<i>cd</i> Schwanzdarm,	<i>s</i> ventrale Fläche der Schwanzregion,
<i>cf</i> caudales Lippenfeld,	<i>u</i> Urodäum,
<i>d</i> Enddarm,	<i>u₁</i> cylindrischer Abschnitt des Urodäums oder Uralsinus,
<i>f</i> Afterfeld,	<i>u₂</i> solider Fortsatz des Urodäums oder Uralrohr,
<i>g</i> WOLFF'scher Gang,	<i>uf</i> umbilicaler Abfall der Afterlippe,
<i>h</i> Harnblase,	<i>v</i> epitheliale Anlage des Vorhautsackes.
<i>k</i> Schwellkörper,	
<i>l</i> orale Afterlippe,	
<i>n</i> Nabelgegend,	

Der caudale Abfall der Afterlippe schaut in allen Figuren gegen den oberen Rand der Tafel, der umbilikale Abfall gegen den unteren Rand.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Urodäum eines ganz jungen Embryos von *Talpa europaea*. Vergr. 52/1.

Fig. 2. Längsschnitt durch das Urodäum eines wenig älteren Embryos von *Talpa europaea*. Vergr. 52/1.

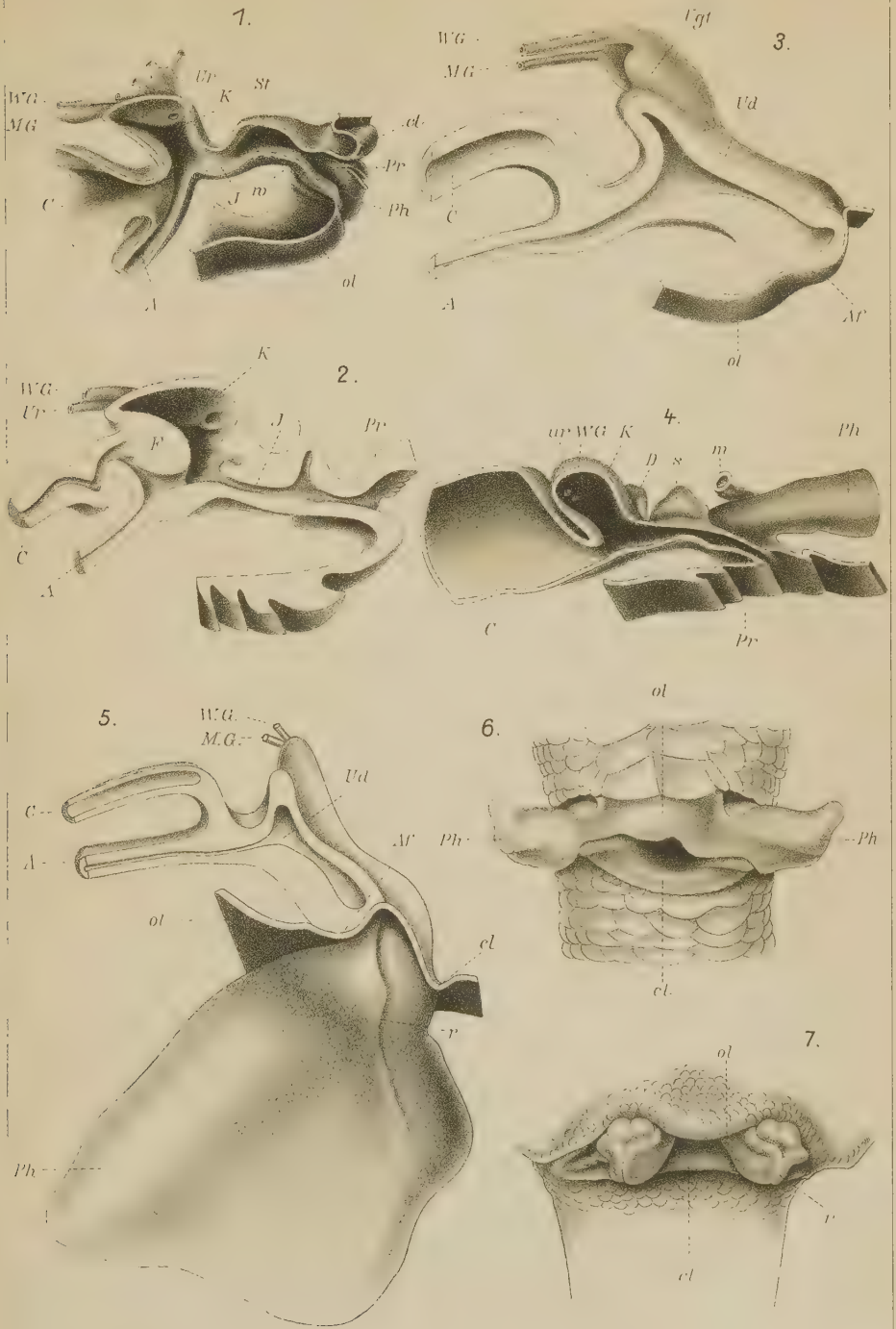
Fig. 3. Längsschnitt durch Afterlippe und Urodäum eines Embryos von *Talpa europaea*. Vergr. 52/1.

Fig. 4. Längsschnitt durch Afterlippe und Urodäum eines Embryos von *Cricetus frumentarius*, 13 mm Nacken-Steißlänge. Vergr. 52/1.

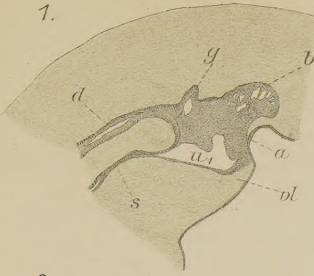
Fig. 5. Längsschnitt durch Afterlippe und Urodäum eines Embryos von *Canis vulpes*, 2,5 cm lang. Vergr. 13/1.

Fig. 6. Längsschnitt durch Afterlippe und Urodäum eines Embryos von *Felis domestica*, 5,8 cm lang. Vergr. 13/1.

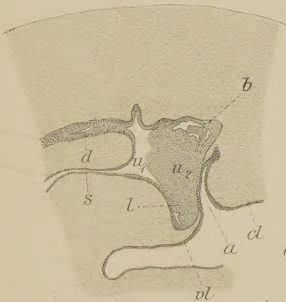
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



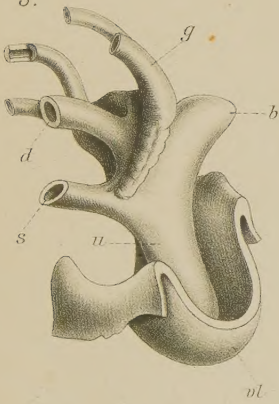
1.



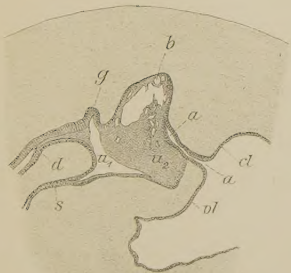
2.



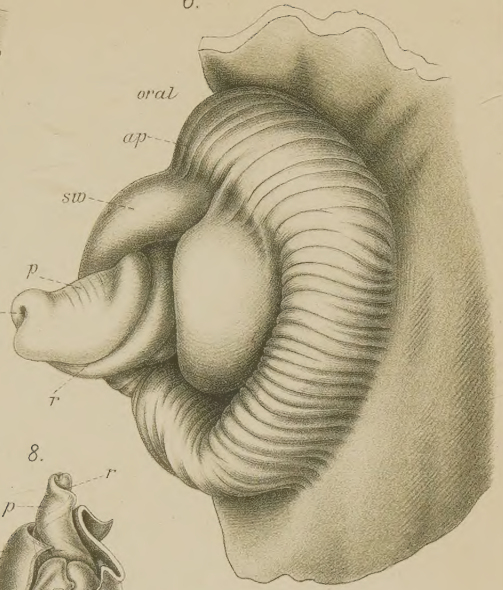
3.



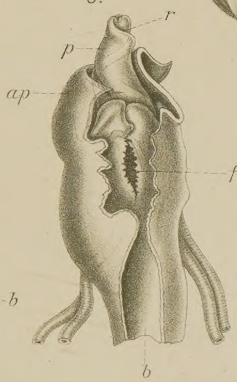
4.



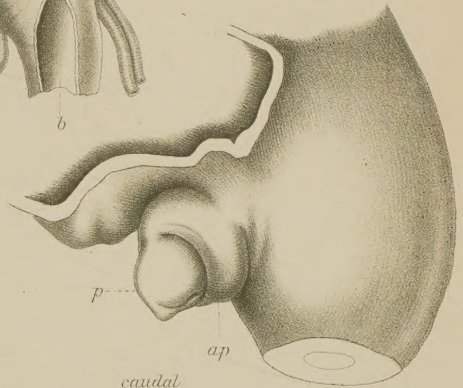
6.



8.



5.



7.

